



Universidade do Minho
Escola de Ciências

João Vitor Oliveira Freitas

Influência da macrófita invasora *Egeria densa* na comunidade de macroinvertebrados

Dissertação de Mestrado
Mestrado em Ecologia

Trabalho efetuado sob a orientação do(a)

Doutora Martina Ilarri
Professor Doutor Ronaldo Gomes de Sousa

Outubro de 2019

DIREITOS DE AUTOR E CONDIÇÕES DE UTILIZAÇÃO DO TRABALHO POR TERCEIROS

Este é um trabalho académico que pode ser utilizado por terceiros desde que respeitadas as regras e boas práticas internacionalmente aceites, no que concerne aos direitos de autor e direitos conexos.

Assim, o presente trabalho pode ser utilizado nos termos previstos na licença abaixo indicada.

Caso o utilizador necessite de permissão para poder fazer um uso do trabalho em condições não previstas no licenciamento indicado, deverá contactar o autor, através do RepositóriUM da Universidade do Minho.

Licença concedida aos utilizadores deste trabalho



Atribuição
CC BY

<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

Agradecimentos

Em primeiro lugar, agradeço às instituições onde desenvolvi o trabalho desta dissertação, nomeadamente ao CBMA – Centro de Biologia Molecular e Ambiental, Departamento de Biologia, Universidade do Minho e ao CIIMAR – Centro Interdisciplinar de Investigação Marinha e Ambiental, Universidade do Porto.

À minha orientadora Martina Ilarri e ao meu coorientador Ronaldo Sousa, pela oportunidade que me deram de trabalhar com eles, por todo o apoio, orientação e ajuda que prestaram durante toda a elaboração da dissertação. Um obrigado especial à Martina, que mesmo numa fase tão importante da sua vida nunca deixou de estar disponível para me ajudar e tirar todas as dúvidas que tive, estarei sempre grato.

Ao Doutor Giorgio Pace por me ajudar na identificação taxonómica dos macroinvertebrados.

Ao Francisco Carvalho pela ajuda nas análises do sedimento.

Aos meus amigos, que mesmo não percebendo nada da área da minha dissertação se deram ao trabalho de me ouvir tentar explicá-la múltiplas vezes. Obrigado por mostrarem interesse, por me apoiarem e por me ajudarem a descontraír quando precisei.

Por fim, aos meus pais que mesmo face a todas as adversidades que passaram ao longo deste ano, tiveram sempre força para me apoiar e motivar. Nunca teria completado esta dissertação sem eles.

DECLARAÇÃO DE INTEGRIDADE

Declaro ter atuado com integridade na elaboração do presente trabalho académico e confirmo que não recorri à prática de plágio nem a qualquer forma de utilização indevida ou falsificação de informações ou resultados em nenhuma das etapas conducente à sua elaboração.

Mais declaro que conheço e que respeitei o Código de Conduta Ética da Universidade do Minho.

Resumo

A macrófita *Egeria densa* foi recentemente introduzida no Rio Neiva em Portugal e devido à sua grande capacidade de dispersão e facilidade de colonizar novas áreas é atualmente dominante em algumas zonas do rio e em outras zonas coocorre com a macrófita nativa *Myriophyllum verticillatum*. Assim sendo, este estudo teve como objetivo principal avaliar a influência da macrófita *E. densa* nas comunidades de macroinvertebrados através de uma abordagem taxonómica (abundância, riqueza de espécies, diversidade de Shannon-Wiener e equitabilidade de Pielou) e funcional (diversidade funcional FRAO e CWM). Para isso, foram selecionados 2 locais lóticos no Rio Neiva onde *E. densa* e *M. verticillatum* ocorrem. Nestes locais foram amostradas as comunidades de macroinvertebrados em 3 tratamentos: tratamento controlo (áreas sem plantas), tratamento nativa (áreas de planta nativa) e tratamento invasora (áreas de planta invasora). As amostragens foram realizadas no verão e no inverno para avaliar a influência das macrófitas ao longo do tempo. Foi também analisada a complexidade estrutural de ambas as macrófitas através da dimensão fractal, e a granulometria e quantidade de matéria orgânica no sedimento nos 3 tratamentos. *Egeria densa* apresentou uma estrutura morfológica menos complexa que *M. verticillatum*, com uma dimensão fractal de perímetro inferior, e acumulou mais sedimentos finos em ambos os períodos do ano e locais. Apesar das manchas de macrófita nativa serem mais pequenas a comunidade de macroinvertebrados nesta planta apresentou maior abundância e riqueza. No entanto, foi uma comunidade funcionalmente menos diversa, com menor equitabilidade, com organismos pequenos, raspadores, com curto ciclo de vida e que preferem habitats lóticos. A macrófita *E. densa* apresentou uma comunidade com maior equitabilidade, funcionalmente mais diversa, com organismos de maiores dimensões, incluindo predadores, e funcionou como refúgio contra a corrente do rio fornecendo habitat a macroinvertebrados que preferem habitats mais lânticos. Generalizando, *E. densa* aumenta a heterogeneidade de habitat, tem um papel importante em manter a diversidade funcional de macroinvertebrados fornecendo habitat colonizável para grupos de macroinvertebrados que têm mais dificuldade em colonizar a macrófita nativa. No entanto, se *E. densa* substituir completamente a macrófita nativa é provável que a heterogeneidade do habitat diminua podendo impactar negativamente as comunidades. Além disto, a capacidade que esta espécie tem de diminuir o fluxo de água poderá causar condições de anóxia e diminuir o nível da água. Este estudo é um dos primeiros a avaliar a influência da dimensão fractal de uma macrófita invasora em comunidades de macroinvertebrados através de abordagens taxonómicas e funcionais. Esta abordagem é promissora uma vez que a componente funcional identificou padrões que a vertente taxonómica não identificou e ainda detetou uma clara influência da dimensão fractal das macrófitas tanto nos resultados taxonómicos como funcionais.

Palavras-chave: planta aquática; invertebrados; dimensão fractal; diversidade funcional; FRAO; CWM.

Abstract

The invasive macrophyte *Egeria densa* was recently introduced in Neiva River, Portugal. Due to its easy dispersion and high capacity of colonizing new areas, *E. densa* has become the dominant macrophyte in some zones of the river while co-occurring with the native *Myriophyllum verticillatum* in others. Therefore, this study aims to evaluate the influence of *E. densa* on macroinvertebrate communities through a taxonomical (abundance, species richness, Shannon-Wiener diversity and Pielou evenness) and a functional (FRAO functional diversity and CWM) approach. For this, two lotic sites in Neiva River where both *E. densa* and *M. verticillatum* occur were selected. In these sites, macroinvertebrate communities were sampled according to 3 treatments: control treatment (areas without plants), native treatment (areas with *M. verticillatum*) and invasive treatment (areas with *E. densa*). Samplings took place in the summer and winter in order to evaluate macrophytes' influence through time. Macrophytes' structural complexity was analyzed through their fractal dimension. Granulometry and organic matter content of the sediment associated with each treatment was also analyzed. *Egeria densa* had a lower morphological complexity than *M. verticillatum*, presenting a lower boundary fractal dimension. This macrophyte also accumulated a higher percentage of fine sediment in both sampling periods of the year and sites. Even though *M. verticillatum* beds were smaller, the macroinvertebrate community associated with this macrophyte was more abundant and had higher richness values. Nonetheless, this community presented lower evenness and functional diversity values, being dominated by smaller organisms, that are scrappers, that have short life spans and that prefer lotic habitats. The macrophyte *E. densa* presented a community with higher evenness and functional diversity values and was colonized by larger macroinvertebrates that were often predators. This macrophyte worked as a refuge against current flow providing habitat to macroinvertebrates that prefer lentic habitats. In general, *E. densa* increased habitat heterogeneity, playing an important role in maintaining functional diversity by providing favorable habitat for macroinvertebrate taxa that have more difficulty in colonizing the native macrophyte species. Anyway, and if *E. densa* completely replaces the native macrophyte, the general habitat heterogeneity will probably decrease, which might be harmful for macroinvertebrate communities. The capacity that this invasive macrophyte presents in decrease current velocity might be harmful in a long-term perspective since it may cause anoxic conditions and decrease water level through the increase in sedimentation. This is one of the first studies to assess the influence of an invasive macrophyte's fractal dimension on macroinvertebrate communities with both taxonomical and functional approaches. This proved to be a promising methodology considering that the functional approach identified patterns that were undetected by the taxonomical approach. Also, the macrophyte fractal dimension was clearly an important aspect to explain both taxonomical and functional results.

Keywords: aquatic plant; invertebrates; fractal dimension; functional diversity; FRAO; CWM.

Índice

Agradecimentos.....	iii
Resumo	v
Abstract.....	vi
Lista de Figuras.....	ix
Lista de Tabelas	xiv
1. Introdução	
1.1. Ameaças aos ecossistemas aquáticos	16
1.2. Invasões biológicas	16
1.3. Impacto das espécies invasoras aquáticas	18
1.4. Macrófitas invasoras.....	19
1.5. <i>Egeria densa</i>	20
1.6. Biodiversidade funcional	22
1.6.1. Coeficiente de entropia quadrático de Rao (FRAO)	25
1.6.2. Média ponderada da comunidade (CWM)	26
1.6.3. Diversidade funcional em macroinvertebrados de água doce	26
1.7. Objetivos do estudo	28
2. Material e Métodos	
2.1. Área de estudo.....	29
2.2. Amostragem	30
2.3. Análises do sedimento.....	31
2.4. Complexidade estrutural das plantas	31
2.5. Identificação taxonómica e funcional dos macroinvertebrados	34
2.6. Análise dos dados	35
3. Resultados	
3.1. Granulometria e matéria orgânica do sedimento	36
3.2. Complexidade estrutural das macrófitas	38
3.3. Composição taxonómica.....	39
3.4. Composição funcional	46
3.4.1. Diversidade funcional (FRAO)	46
3.4.2. Média ponderada da comunidade (CWM)	46
3.4.2.1. Tamanho.....	46
3.4.2.2. Tipo de alimentação.....	50
3.4.2.3. Microhabitats.....	54

3.4.2.4. Ciclo de vida.....	58
3.4.2.5. Fluxo de água	59
4. Discussão	
4.1. Complexidade estrutural das macrófitas	62
4.2. Relação entre a complexidade estrutural das macrófitas e o sedimento.....	63
4.3. Composição taxonómica.....	64
4.4. Composição funcional	66
5. Conclusão e futuras direções	72
6. Referência bibliográficas	74
7. Anexos	83

Lista de Figuras

Figura 1. Local de amostragem (Tregosa) onde se podem observar áreas da macrófita invasora *E. densa* (mais escuras) e áreas da macrófita nativa *M. verticillatum* (mais claras).

Figura 2. Localização geográfica e traçado em planta do Rio Neiva indicando os locais onde se realizaram as amostragens (pontos pretos). Adaptado de Oliveira (2008).

Figura 3. Percentagem de cascalho, areia e vasa por tratamento nas amostras de sedimento coletadas nos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2).

Figura 4. Diagrama de caixa da percentagem de matéria orgânica por tratamento das amostras de sedimento coletadas nos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 5. Relação entre DA (rosa) e DP (azul) e o número de células ocupadas na grelha de escala mais pequena (células de 2 pixels de lado) discriminando as duas espécies de macrófitas.

Figura 6. Diagrama de caixa da abundância de macroinvertebrados por tratamento nos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 7. Diagrama de caixa da área ocupada pelas manchas de macrófita nativa e invasora amostradas nos 2 locais selecionados. Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 8. Regressão linear representando a relação entre a área ocupada pelas manchas de macrófita nativa e invasora e a abundância de macroinvertebrados.

Figura 9. Diagrama de caixa da riqueza de espécies da fauna de macroinvertebrados associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 10. Diagrama de caixa do índice de Shannon-Wiener da fauna de macroinvertebrados associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 11. Diagrama de caixa do índice de equitabilidade de Pielou da fauna de macroinvertebrados associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 12. Diagrama de caixa da abundância de organismos da família Chironomidae por tratamento coletados nos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 13. Diagrama de caixa da abundância de organismos da família Leuctridae por tratamento coletados nos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 14. Diagrama de caixa da abundância de organismos do gênero *Atherix* por tratamento coletados nos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 15. Diagrama de caixa do índice de diversidade funcional FRAO da fauna de macroinvertebrados associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 16. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados pertencentes à classe de tamanho < 2.5 mm associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 17. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados pertencentes à classe de tamanho de 2.5-5 mm associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 18. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados pertencentes à classe de tamanho de 5-10 mm associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 19. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados pertencentes à classe de tamanho de 10-20 mm associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 20. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados pertencentes à classe de tamanho de 20-40 mm associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 21. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados pertencentes à classe de tamanho de 40-80 mm associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 22. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que se alimentam por sedimentos associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 23. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que se alimentam por trituração associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 24. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que se alimentam por raspagem associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 25. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que se alimentam por filtração associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 26. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que se alimentam por perfuração associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 27. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que se alimentam por predação associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 28. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que se alimentam por parasitismo associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 29. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que habitam em pedras e seixos, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 30. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que habitam em cascalho, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 31. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que habitam em areia, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 32. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que habitam em lama, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 33. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que habitam em lodo, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 34. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que habitam em macrófitas, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 35. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que habitam em micrófitas, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 36. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que habitam em galhos e raízes, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 37. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que habitam em detritos orgânicos, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 38. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados com ciclo de vida ≤ 1 ano, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 39. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados com ciclo de vida > 1 ano, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 40. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados característicos de fluxo de água nulo, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 41. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados característicos de fluxo de água lento, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 42. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados característicos de fluxo de água moderado, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Figura 43. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados característicos de fluxo de água rápido, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Lista de Tabelas

Tabela 1. *Traits* e as respectivas categorias usadas para classificar as comunidades de macroinvertebrados.

Tabela 2. Tamanho médio do grão (mm), Φ , e descrição de acordo com Folk e Ward (1957) das amostras de sedimento dos 3 tratamentos coletadas nos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2).

Tabela 3. Média (\pm Desvio Padrão) de DP e DA de ambas as espécies de macrófitas para as 2 ampliações usadas.

Tabela 4. Abundância média (\pm desvio padrão) dos 10 taxa mais abundantes associados aos diferentes tratamentos (controle, nativa e invasora) tendo em conta os diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2).

1. Introdução

1.1. Ameaças aos ecossistemas aquáticos

Os ecossistemas dulçaquícolas ocupam uma pequena porção da superfície terrestre; no entanto, são extremamente importantes do ponto de vista social, económico e biológico (Downing et al., 2006; Raymond et al., 2013). A sua importância revela-se principalmente no provisionamento de água doce que é um recurso indispensável para a manutenção da vida do ser humano (Hanjra e Qureshi, 2010). Por outro lado, os serviços que estes ecossistemas fornecem, como produção de energia, meio de transporte, serviços recreativos, turísticos e religiosos, controlo de inundações e erosão e manutenção da biodiversidade, são de extrema importância (Aylward et al., 2005). Na verdade, o papel que estes ecossistemas representam na biodiversidade global é desproporcional à porção que estes ocupam na superfície terrestre. Estão descritas cerca de 125.000 espécies de animais de água doce que representam quase 10% de toda a biodiversidade animal conhecida no planeta e cerca de 33% de toda a biodiversidade de vertebrados (Dudgeon et al., 2006; Balian et al., 2008). No entanto, os ecossistemas de água doce têm as maiores taxas de extinção a nível global fazendo com que as espécies destes sistemas estejam consideradas entre as mais ameaçadas (Dudgeon et al., 2006; Ormerod et al., 2010; Strayer e Dudgeon, 2010). Isto deve-se sobretudo à poluição, perda, fragmentação e degradação de habitat, sobre-exploração de recursos, alterações climáticas e invasões biológicas (Malmqvist e Rundle, 2002; Dudgeon et al., 2006) que estão associadas com o rápido crescimento da população humana (Dudgeon et al., 2006; Ehrlich e Pringle, 2008; Rockström et al., 2009). Esta perda da biodiversidade pode prejudicar o funcionamento dos ecossistemas dulçaquícolas pondo em causa os serviços e bens que estes proporcionam (Hooper et al., 2005; Woodward, 2009; Mace et al., 2010). Apesar das atividades humanas serem responsáveis pela extinção de várias espécies aquáticas, estas também podem levar à introdução de espécies em novos habitats (FAO, 2008). Várias espécies aquáticas introduzidas pelo ser humano, propositadamente ou acidentalmente, são já bastante conhecidas e geram graves impactos ecológicos e económicos (Strayer, 2010).

1.2. Invasões biológicas

A ecologia das invasões é uma subdisciplina da ecologia relativamente recente, sendo que foi apenas na década de 1990 que se começou a observar um aumento significativo na pesquisa científica sobre espécies invasoras (Richardson e Pyšek, 2008), com vários estudos focados em avaliar o impacto das espécies invasoras ao nível individual, populacional, da comunidade e do ecossistema (Ehrenfeld, 2010; Simberloff, 2011; Strayer, 2012). Também vários estudos se focaram em avaliar o impacto económico das invasões biológicas (Pimentel et al., 2000; Vilà et al., 2009), sendo que estas representam atualmente uma

grande pressão sobre decisores políticos no sentido de atenuar os impactos económicos e ecológicos desencadeados (Hulme et al., 2009).

Uma das principais dificuldades em ecologia das invasões é a definição de conceitos básicos universais, sendo que várias entidades e autores sugerem definições ligeiramente diferentes para conceitos como: nativa, invasora, introduzida, não nativa, exótica, etc (Lockwood et al., 2013). Uma espécie não nativa pode ser definida, segundo Lockwood et al. (2013), como uma espécie, sub-espécie, raça ou variedade (incluindo gâmetas, propágulos ou parte de um organismo capaz de sobreviver e reproduzir) que foi movida para fora da sua área geográfica natural por ações humanas (intencionais ou acidentais), independentemente do seu potencial impacto no ecossistema recipiente. Por outro lado, uma espécie invasora é geralmente considerada uma espécie não nativa que expandiu a sua distribuição geográfica, com ou sem ajuda humana, produzindo alterações significativas na composição, estrutura, e processos do ecossistema, ou produzindo impactos económicos significativos. Assim, a definição de espécie invasora está associada com impactos económicos ou ecológicos já demonstrados (Lockwood et al., 2013).

Para uma espécie se tornar invasora ela precisa de ultrapassar todo um processo que compreende um conjunto de eventos relacionados com a introdução e impacto de espécies não nativas nas comunidades e ecossistemas recetores. Inicialmente, os organismos de determinada espécie (propágulo) têm de sobreviver o transporte da região dadora para a região recetora. Se o propágulo sobreviver ao transporte e chegar à região recetora terá de sobrevir nesse novo ecossistema (inoculação). De seguida a espécie terá de estabelecer uma população sustentável no ecossistema recetor e para tal os organismos terão de se reproduzir (estabelecimento). Após a espécie introduzida estabelecer uma população viável, com crescimento populacional, esta terá de começar a dispersar-se, expandindo a sua distribuição geográfica e colonizando novas áreas. Por fim, a espécie considera-se totalmente integrada quando já se dispersou por várias áreas, estabelecendo populações integradas que respondem às condições ambientais e processos biológicos de forma indistinguível das espécies nativas. A realidade é que apenas uma fração das espécies que são transportadas para novos ecossistemas são capazes de se estabelecer e invadir com sucesso o ecossistema recetor (Caley et al., 2008). Este sucesso invasor está dependente da pressão do propágulo, ou seja, do número de organismos que são transportados, das características biológicas que a espécie apresenta e das condições ambientais do novo habitat (e.g., disponibilidade de recursos, o nível de perturbação, a presença de predadores e agentes patogénicos) (Lonsdale, 1999; Davis et al., 2000; Richardson & Pyšek, 2006).

1.3. Impacto das espécies invasoras aquáticas

A introdução de espécies invasoras em ecossistemas aquáticos é já reconhecida como uma das mais impactantes formas como o ser humano afeta estes ecossistemas (Strayer et al., 2003), levando geralmente ao declínio da abundância e diversidade das comunidades recetoras (Olden, 2006; Strayer, 2010; Gallardo et al., 2016) e à alteração do funcionamento dos ecossistemas (Dudgeon et al., 2006). Quer por acidente quer propositadamente, o ser humano ao longo do último século aumentou o potencial de distribuição de várias espécies invasoras aquáticas. A construção de canais de irrigação, a pesca desportiva e as atividades de recreio e o aumento do comércio de organismos aquáticos são exemplos de formas como o ser humano aumenta a dispersão de espécies invasoras aquáticas (Cohen e Carlton, 1998; Kolar e Lodge, 2002; Panov et al., 2009). O tráfego de navios é também um vetor eficaz no transporte de espécies não-nativas permitindo a estas espécies superar as barreiras biogeográficas. Aliás, o tráfego de navios é considerado a principal via global de introdução de espécies aquáticas, sendo que 31% de todas as invasões aquáticas identificadas ocorreram através deste vetor (águas de lastro) (Molnar et al., 2008). Além disto, os ecossistemas aquáticos apresentam uma alta conectividade que facilita a dispersão dos organismos e consequentemente aumenta a sua vulnerabilidade (Bij de Vaate et al., 2002; Muirhead e MacIsaac, 2005; Minchin, 2007; Gherardi et al., 2008). A introdução de espécies invasoras pode gerar impactos ecológicos que se propagam ao longo das teias tróficas do ecossistema recipiente. Estes impactos podem ocorrer de forma direta, através de interações bióticas com a comunidade residente (ex. predação, competição, introdução de parasitas e doenças) ou de forma indireta através da alteração das condições do habitat (Crooks, 2002; Gallardo et al., 2016). Quando o impacto ecológico provocado pela espécie invasora se dá de forma direta por interações bióticas com a comunidade recetora, este impacto vai depender da posição trófica da espécie invasora (Thomsen et al., 2014). Quando a espécie invasora pertence aos níveis tróficos superiores (predador), esta irá exercer um controlo *top-down* na teia trófica, reduzindo ou aumentando a biomassa e abundância das espécies nos níveis tróficos inferiores (Gallardo et al., 2016). Se a espécie invasora pertencer ao mesmo nível trófico que alguma espécie nativa poderá competir com esta pelos recursos disponíveis (i.e. alimento e/ou espaço). Quando a espécie invasora pertence a um nível trófico inferior (produtor primário, herbívoro) irá controlar o sistema de forma *bottom-up* alterando, por exemplo, a quantidade de energia no sistema (Thomsen et al., 2014). Quando o impacto ecológico da espécie invasora é causado de forma indireta através de alterações físicas das condições do habitat, esta espécie invasora é também considerada uma engenheira de ecossistemas (Gutiérrez et al., 2014). Uma espécie engenheira de ecossistemas é então definida como uma espécie capaz de afetar outras através de alterações físicas a grande escala no habitat (Jones et al., 1994). Em ecossistemas de água doce estas alterações provocadas

por espécies invasoras consideradas engenheiras de ecossistemas consistem, por exemplo, na alteração da claridade da água, velocidade do fluxo de água e concentração de matéria orgânica, bem como formação de estruturas colonizáveis para outros organismos (Crooks, 2002; Sousa et al. 2009).

1.4. Macrófitas invasoras

As plantas aquáticas estão entre os grupos de organismos mais introduzidos globalmente, propositadamente através de horticultura e comércio de plantas, ou acidentalmente através de água de lastro (Strayer et al., 2003). Uma vez que plantas aquáticas diferentes podem ter efeitos contrastantes nas propriedades químicas da água, na complexidade estrutural do habitat e na disponibilidade de recursos, a substituição de uma planta aquática por outra planta invasora pode alterar o funcionamento dos ecossistemas (Strayer et al., 2003). Entre as plantas invasoras mais problemáticas encontram-se várias espécies de macrófitas aquáticas, geralmente devido à sua alta produtividade, elevadas tolerâncias ambientais e facilidade de dispersão (Chambers et al., 2008). Entende-se por macrófita aquática todos os organismos aquáticos fotossintéticos que são suficientemente grandes para serem vistos a olho nu e incluem as macroalgas da divisão Chlorophyta (algas verdes), Xanthophytas (algas amarelas-verdes), Rhodophytas (algas vermelhas), e as Cianobactérias também conhecidas como algas azuis-verdes. Inclui também a divisão Bryophyta (musgos e plantas hepáticas), Pteridophyta (fetos) e Spermatophyta (plantas produtoras de semente) (Chambers et al., 2008). Dependendo da espécie, as macrófitas aquáticas podem variar entre 0.5 mm (*Wolffia* spp.) e 2.5 m de diâmetro de folha (*Victoria amazonica*), e podem ser classificadas em 4 categorias: macrófitas emergentes (quando estão enraizadas no substrato, permanentemente ou periodicamente submersas e têm parte aérea), macrófitas de folha flutuante (plantas enraizadas no substrato com folhas flutuantes na superfície da água), macrófitas submersas (plantas enraizadas ou fortemente associadas com o substrato que crescem completamente submersas) e macrófitas flutuantes (quando toda a planta flutua ou à superfície ou debaixo de água) (Chambers et al., 2008).

As macrófitas das divisões Pteridophyta e Spermatophyta são o grupo mais bem estudado e diverso com cerca de 2614 espécies descritas (Chambers et al., 2008). Desempenham um papel muito importante na estrutura e funcionamento dos ecossistemas aquáticos, alterando o regime de fluxo de água, providenciando abrigo e refúgio, servindo de alimento para alguns organismos e alterando a qualidade da água e do sedimento (Diehl e Kornijów, 1998; Chambers et al., 2008; Schultz e Dibble, 2012). Aumentam a complexidade estrutural e heterogeneidade do habitat permitindo a existência de diferentes nichos ecológicos (Chambers et al., 2008). Muitas espécies reduzem também a concentração de fósforo na água, fazendo com que sejam úteis no combate à eutrofização, melhorando assim a qualidade da água (Feijó et al., 2002). A dinâmica das interações tróficas entre macroinvertebrados e peixes é também influenciada pela

existência de macrófitas (Diehl e Kornijów, 1998). A presença de macrófitas pode ter um forte efeito positivo nos macroinvertebrados bênticos (organismos que vivem associados ao substrato) e epibênticos (organismos que vivem associados as macrófitas). Isto pode acontecer porque os macroinvertebrados bênticos beneficiam da deposição de matéria orgânica após a morte de macrófitas (Diehl e Kornijów, 1998) e os macroinvertebrados epibênticos beneficiam do substrato adicional providenciado por estas espécies assim como do seu tecido como fonte alimentar. Desta forma a abundância dos macroinvertebrados bênticos é geralmente mais alta em zonas com vegetação e os macroinvertebrados epibênticos estão fortemente relacionados com a biomassa de macrófitas (Schutz e Dibble, 2012).

O impacto das macrófitas não se dá apenas pelo seu papel como recurso alimentar, mas também pela disponibilidade e complexidade do habitat que proporcionam, afetando as interações, por exemplo, entre macroinvertebrados e peixes (Warfe e Barmuta, 2004). A existência de macrófitas no sistema providencia refúgio para os macroinvertebrados diminuindo o contacto com os peixes (predadores). Esta diminuição da eficiência de predação faz com que a sobrevivência dos macroinvertebrados aumente e subsequentemente as densidades de macroinvertebrados sejam mais elevadas em zonas com mais macrófitas. No entanto, as macrófitas podem impactar estas comunidades de outras formas, como por exemplo, produzindo compostos alelopáticos que podem eliminar vegetação nativa, formando tapetes à superfície da água impedindo a passagem de luz e a formação de fitoplâncton e aumentando a sedimentação e a claridade da água (Schutz e Dibble, 2012).

1.5. *Egeria densa*

A macrófita submersa invasora *Egeria densa* é nativa da América do Sul, ocorrendo desde a região central do Brasil até às zonas costeiras da Argentina e Uruguai (Global Invasive Species Database, 2018). O primeiro registo desta espécie fora da sua zona nativa data de 1893 quando um espécimen foi coletado em Nova Iorque, Estados Unidos da América (EUA). Desde as primeiras décadas do século XX que esta espécie começou a ser comercializada globalmente uma vez que era reconhecida como boa oxigenadora de água doce, sendo o primeiro registo de venda desta espécie nos EUA datado de 1915 (Global Invasive Species Database, 2018; Yarrow et al., 2009). Este comércio global é considerado como sendo o principal meio de introdução da espécie e a causa da sua distribuição atual, estando atualmente presente em pelo menos 27 países pertencentes a todos os continentes exceto Antártida (Yarrow et al., 2009). *Egeria densa* pertence à família Hydrocharitaceae e é uma macrófita submersa que ocorre tanto em habitats lênticos como lóticos e está geralmente enraizada entre 1 a 2 metros de profundidade (Yarrow et al., 2009). No entanto, há registos de plantas com raízes de até 7 metros de profundidade (Carrillo et al., 2006). Quando a planta não está enraizada no sedimento pode também ocorrer sobre a forma de fragmentos flutuantes na coluna

de água. Estes fragmentos, desde que possuam no mínimo 2 nódulos, podem enraizar novamente e voltar a crescer (Cook e Urmi-König, 1984). Estes nódulos podem ser férteis, podendo dar origem a folhas, flores e ramos, ou inférteis dando origem apenas a folhas. Os caules destas plantas são alongados podendo crescer até mais de 3 metros até atingir a superfície da água onde dão origem a ramos folhosos que podem criar tapetes densos. As flores desta espécie ocorrem à superfície, mas podem sobreviver eventuais submersões fechando as pétalas e formando uma bolha de ar que mantém os estames e estigmas secos (Cook e Urmi-König, 1984). Uma vez que as flores se encontram à superfície, a planta é polinizada por insetos (entomófila) (Yarrow et al., 2009).

O sucesso de *E. densa* nos locais onde foi introduzida deve-se em grande parte às suas características biológicas (Yarrow et al., 2009), que inclui a sua flexibilidade na incorporação de carbono. O CO₂ difunde-se lentamente na água (em comparação com o ar) podendo ser limitante nas taxas fotossintéticas das macrófitas submersas (Raven, 1970). No entanto, *E. densa* desenvolveu a capacidade de realizar fotossíntese do tipo C4. Este tipo de fotossíntese é um mecanismo adaptativo que permite manter taxas fotossintéticas elevadas em condições de baixa concentração de CO₂ (Ghannoum, 2008). O facto de *E. densa* conseguir fotossintetizar e crescer em baixas concentrações de CO₂ torna esta adaptação altamente vantajosa em relação a outras macrófitas, principalmente em ecossistemas lênticos (Yarrow et al., 2009). Para além do tipo de fotossíntese, esta espécie poderá ter vantagem competitiva em relação a outras macrófitas em situações de baixa luminosidade (Barko e Smart, 1981). Esta hipótese baseia-se no facto de em condições de baixa luminosidade *E. densa* favorecer o alongamento dos ramos formando uma copa à superfície. A temperatura é outro fator que influencia o sucesso e morfologia de *E. densa*. Esta espécie apresenta crescimento relativamente constante entre 16 e 28 °C. A partir de 32 °C a espécie apresenta transformações morfológicas e fisiológicas como reduzido número de ramos e ramos menos alongados, assim como uma taxa fotossintética bastante inferior à observada a 16 °C (Barko e Smart, 1981). Isto indica que 32 °C poderá ser a temperatura máxima suportada por *E. densa*; no entanto, Haramoto e Ikusima (1988) observaram crescimento da espécie a 35 °C. Estes autores sugerem também que a espécie tolera temperaturas baixas após observarem plantas que sobreviveram um inverno debaixo de uma camada de gelo. Por outro lado, *E. densa* é capaz de extrair nutrientes tanto da água como do sedimento (Feijó et al., 2002; Yarrow et al., 2009), o que lhe poderá conferir algumas vantagens competitivas em relação a várias espécies nativas sem esta plasticidade.

Os impactos que *E. densa* provoca nos ecossistemas são vários e incluem alterações na dinâmica de sedimentação do sistema. Como várias outras macrófitas, as manchas de *E. densa* podem diminuir a velocidade da corrente, aumentando a sedimentação e a claridade da água. Por estes motivos *E. densa* é considerada uma engenheira de ecossistemas (Yarrow et al., 2009). *Egeria densa* também tem

impactos nas comunidades aquáticas. Como macrófita que forma copa à superfície, *E. densa* diminui a luz disponível para o fitoplâncton na coluna de água. Uma vez que também consegue captar nutrientes da coluna de água, esta espécie também reduz os nutrientes disponíveis para o fitoplâncton. Como várias outras macrófitas, e como já referido anteriormente, *E. densa* é também capaz de fornecer refúgio para macroinvertebrados e zooplâncton na presença de peixes predadores aumentando a diversidade, abundância e biomassa destes grupos de organismos (Yarrow et al., 2009). Apesar do pouco conhecimento ainda existente, *E. densa* parece também favorecer a avifauna. Bartodziej e Weymouth (1995) mostraram que 90% das espécies de aves nativas da Flórida (EUA) utilizaram tapetes de *E. densa* como locais de alimentação. Corti e Schlatter (2002) mostraram que 92% da dieta dos cisnes de pescoço preto (*Cygnus melanocoryphus*) entre 1993 e 1995 no Rio Cruces, Chile, era composta por *E. densa*. Em sistemas invadidos, e ao tornar-se dominante, esta espécie pode eliminar a vegetação nativa e diminuir a resiliência do ecossistema a várias perturbações naturais e/ou humanas. Pode também ter efeitos na economia, uma vez que a elevada biomassa de *E. densa* pode causar problemas em sistemas de irrigação, obstruir infraestruturas hidroelétricas e impedir ou dificultar algumas atividades de recreio como pesca desportiva ou canoagem (Yarrow et al., 2009).

1.6. Biodiversidade funcional

Desde a década de 1990 surgiram estudos que demonstraram que alguns organismos podem ter influência na formação física de habitats (engenheiros de ecossistemas; Jones et al., 1994), nos ciclos biogeoquímicos (Sterner e Elser, 2002), e na produtividade dos ecossistemas (por exemplo, através de espécies chave; Power et al., 1996). Estas descobertas sugeriam que as perdas de determinados grupos de organismos poderiam alterar completamente a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas (Cardinale et al., 2012). A percepção desta importância da biodiversidade e de que esta poderia estar em declínio por causa da ação humana levou a comunidade científica a tentar perceber como é que a biodiversidade se relacionava com o funcionamento dos ecossistemas e como os distúrbios ambientais afetavam as comunidades biológicas (Cardinale et al., 2012). Assim, foi realizada em 1992 no Rio de Janeiro uma Conferência das Nações Unidas sobre o Meio Ambiente e o Desenvolvimento, conhecida por Eco-92, de onde surgiram várias iniciativas internacionais com o intuito de compreender melhor a relação biodiversidade – funcionamento do ecossistema (BEF) (ver Cardinale et al., 2012).

O funcionamento do ecossistema é um termo abrangente. Este termo inclui os processos dos ecossistemas, como por exemplo a taxa de produção de oxigénio ou a taxa de produção de biomassa. Os processos de um ecossistema suportam as propriedades desse ecossistema como por exemplo a resistência à invasão biológica (Loreau et al., 2002), assim como os serviços que beneficiam o ser humano (por exemplo,

fornecimento de água potável). O funcionamento do ecossistema consiste na manutenção destas propriedades e funções ao longo do tempo e do espaço (Díaz e Cabido, 2001; Bremner, 2008, Reiss et al., 2009).

Inicialmente a investigação sobre BEF focou-se em perceber o efeito do número de espécies (riqueza) em processos do ecossistema isolados (Reiss et al., 2009; Cadotte et al., 2011). O intuito era descobrir se locais mais ricos em espécies favoreciam determinados processos ecológicos em comparação com locais mais depauperados (Srivastava e Vellend, 2005). Em concreto, os principais estudos iniciais nesta área usavam comunidades de plantas com diferentes números de espécies e comparavam a produção primária entre essas comunidades (Tilman e Downing, 1994; Tilman et al., 1996). Estes estudos usavam riqueza em espécies como medida de biodiversidade pela facilidade de manipulação e porque se pensava que a alteração da riqueza refletia melhor os cenários de perda de biodiversidade global (Naeem et al., 1994; Tilman e Downing, 1994).

De qualquer modo, e mesmo antes de ser empiricamente testado, os estudos iniciais em BEF justificavam a influência da riqueza no funcionamento do ecossistema através da diversidade funcional (FD), ou seja, reconheciam que as características funcionais (*traits*) das espécies presentes nas comunidades tinham um papel chave no funcionamento do ecossistema (Chapin et al., 1992). Atualmente, os estudos sobre BEF e ecologia das comunidades são cada vez mais baseados nos *traits* das espécies em vez da abordagem taxonómica (riqueza) (Petchey e Gaston, 2006). De forma geral, o interesse consiste em perceber o que as espécies fazem no ecossistema e quantos “tipos” de espécies são precisos para manter o funcionamento do ecossistema, em vez de saber apenas quais e quantas espécies estão presentes (Reiss et al., 2009). A alteração de uma abordagem baseada na riqueza para uma abordagem baseada nos *traits* das espécies está relacionada com algumas falhas demonstradas pela abordagem taxonómica. A abordagem taxonómica trata as espécies de forma equivalente, dando-lhes a mesma importância para os processos e funções dos ecossistemas quando na verdade algumas espécies podem ser funcionalmente redundantes fazendo com que a sua perda seja compensada sem alterar os processos dos ecossistemas (Reiss et al., 2009). Ao tratar as espécies de forma equivalente também se dá a entender que estas respondem aos impactos ambientais de forma idêntica (Magurran, 2013). Na verdade, os índices taxonómicos (e.g. riqueza) até podem descrever eficazmente a variação temporal e espacial na composição das comunidades face a um distúrbio ambiental; no entanto, não permitem identificar o mecanismo causal que gere a relação entre as espécies e o distúrbio (Van der Linden et al., 2016). A abordagem taxonómica limita também a aplicabilidade dos resultados a uma escala regional, ou seja, esta abordagem é muito dependente do contexto, falhando muitas vezes quando se tentam fazer generalizações para outras comunidades e ecossistemas, resultando na perda de informação ecológica necessária para responder a questões macro

ecológicas (Menezes et al., 2010; Moretti et al., 2017). Neste sentido, a abordagem funcional baseada nos *traits* tem ganhado cada vez mais atenção nos estudos sobre BEF e nos estudos da relação entre a biodiversidade e o distúrbio ambiental. Um *trait* é uma “característica bem definida dos organismos cuja medição é possível ao nível do indivíduo e usada comparativamente entre as espécies” (McGill et al., 2006). Assim uma espécie é caracterizada pelo conjunto de *traits* que apresenta. Os *traits* são geralmente divididos em 2 categorias, podendo ser *traits* biológicos ou ecológicos. Os *traits* biológicos são as características físicas (e.g. tamanho do corpo), comportamentais (e.g. hábitos alimentares) e fenológicas (e.g. ciclo de vida), enquanto que os *traits* ecológicos estão mais relacionados com as preferências ambientais, como por exemplo a tolerância a poluição ou preferência por velocidades de corrente diferentes em ecossistemas aquáticos (Menezes et al., 2010). Desta forma, os *traits* influenciam a performance dos organismos afetando as suas tolerâncias e requisitos ambientais. Assim, o conjunto dos *traits* de uma espécie determina onde esta pode ocorrer, o que está relacionado com a teoria de habitat templet de Southwood (1977), em que o habitat funciona como filtro selecionando espécies com *traits* de resposta adequados para viver nesse habitat. Além disso os *traits* determinam como uma espécie interage com outras (por exemplo, se é uma espécie predadora) e o contributo que pode ter para o funcionamento do ecossistema (por exemplo, se é uma espécie capaz de mudar a concentração de certos nutrientes) (Cadotte et al., 2011). Adicionalmente, e principalmente baseado em vários estudos em ecologia vegetal, surgiu o conceito de *traits* de efeito, que são *traits* que refletem a influência da espécie no funcionamento do ecossistema, assim como o conceito de *traits* de resposta que são os *traits* que influenciam a performance de uma espécie e a sua adaptação a determinado ambiente (Violle et al., 2007).

A abordagem baseada em *traits* permite estabelecer a ligação causal entre a diversidade e o funcionamento do ecossistema e/ou a ligação entre a diversidade e o ambiente que a diversidade taxonómica não consegue (Moretti et al., 2017). Assim, esta permite tanto avaliar o impacto de distúrbios ambientais através de alterações dos *traits* presentes nas comunidades, como também determinar o impacto das comunidades no funcionamento do ecossistema (McGill et al., 2006; Petchey e Gaston, 2006). A importância dos *traits* funcionais originou a pergunta de como medir FD das comunidades (Leps et al. 2006), sendo que, FD corresponde às diferenças de *traits* entre as espécies nas comunidades (Petchey e Gaston, 2006). Segundo Mason et al. (2005) e Villéger et al. (2008), FD engloba 3 componentes: riqueza funcional, equitabilidade funcional e divergência funcional. A riqueza funcional consiste na quantidade de *traits* das espécies numa comunidade. A equitabilidade funcional consiste na distribuição da abundância pelos *traits* na comunidade. A divergência funcional consiste nas diferenças entre *traits* tendo em conta a abundância das espécies. Estes termos são usados na literatura tanto como conceitos (diferentes aspetos da diversidade funcional) como medidas (Schmera et al., 2017), sendo utilizados índices para o seu cálculo. Na realidade,

existe uma grande variedade de índices na literatura, mas ainda não foi atingido um consenso sobre como medir FD e a composição funcional de uma comunidade (Petchey e Gaston, 2006; Villéger et al., 2008). No entanto, não há dúvida de que o coeficiente da entropia quadrática de Rao (FRAO) é a medida de FD mais frequentemente usada. Segundo a revisão de Schmera et al. (2017), quase 50% das publicações que quantificaram matematicamente FD fizeram-no com FRAO. E em 2014 quase todos os artigos que mediram FD de macroinvertebrados dulçaquícolas usaram FRAO. Segundo Pavoine e Dolédec (2005) e Leps et al. (2006) o índice FRAO é um bom índice de FD. Já Garnier et al. (2004), propôs que o melhor era resumir a composição funcional de uma comunidade com valores médios dos *traits* tendo em conta a abundância ("*community weighted mean trait values*" – CWM). Tanto o FRAO como o CWM são bastante usados na literatura (Ricotta e Moretti, 2011) mas nem sempre ambas as medidas são usadas no mesmo estudo. No entanto, Ricotta e Moretti (2011) defendem que ambas devem ser usadas porque descrevem partes complementares da relação entre a comunidade e o funcionamento do ecossistema, com CWM a representar a média dos *traits* e FRAO a representar a dispersão dos *traits* numa comunidade.

1.6.1. Coeficiente de entropia quadrático de Rao (FRAO)

O índice FRAO é uma forma generalizada do índice de diversidade de Simpson (SIMD), e mede a quantidade de dissimilaridade de *traits* entre 2 indivíduos aleatórios numa comunidade (Botta-Dukát, 2005; Ricotta, 2005; Leps et al., 2006). Se a dissimilaridade entre todos os pares de espécies numa comunidade for máxima então FRAO é igual ao SIMD, logo, o SIMD é o valor máximo que FRAO pode atingir numa comunidade onde todas as espécies são diferentes nos *traits* ou categorias de *traits* que apresentam (Botta-Dukát, 2005). Os valores de FRAO podem variar entre 0 e 1, e precisam de existir pelo menos 2 espécies para o índice ser calculado (Leps et al., 2006). De forma geral, o índice demonstra a probabilidade de ao escolher 2 indivíduos aleatoriamente numa comunidade eles serem diferentes. No caso do SIMD, isto significa a probabilidade de eles serem de espécies diferentes, no caso do FRAO significa a probabilidade de eles apresentarem *traits* ou categorias de *traits* diferentes (Leps et al., 2006). De acordo com Mason et al. (2005) FRAO mede a componente da divergência funcional que faz parte de FD. Pavoine e Dolédec (2005) usaram FRAO para medir a diversidade funcional de comunidades de macroinvertebrados de água doce e afirmaram que este índice é mais vantajoso que os índices de diversidade taxonómica uma vez que usa as diferenças entre *traits* tendo em conta as abundâncias das espécies. No entanto, a interpretação dos resultados de FRAO deve ser cuidadosa. Ao considerar a abundância das espécies, este índice pode dar mais importância aos *traits* das espécies dominantes. Uma vez que o índice analisa as diferenças entre 2 indivíduos aleatórios na comunidade, se existirem espécies dominantes a probabilidade de os indivíduos pertencerem à espécie dominante é maior. Assim, a dissimilaridade nos *traits* será baixa, e

consequentemente FD será também baixa. Podemos estar a ignorar espécies raras que muitas vezes apresentam *traits* bastante diferentes, levando assim a uma determinação de diversidade funcional da comunidade abaixo da realidade (Van der Linden et al., 2016).

1.6.2. Média ponderada da comunidade (CWM)

CWM consiste no valor médio de cada *trait* ou categoria de *trait* numa determinada comunidade tendo em conta a abundância relativa das espécies. Este índice foi proposto por Garnier et al. (2014) como sendo a melhor forma de representar a composição funcional de uma comunidade. Este pode ser calculado pela fórmula:

$$CWM = \sum_{i=1}^S p_i x_i ,$$

em que CWM é o valor médio de determinado *trait* ou categoria de um *trait*, p_i é a abundância relativa da espécie i ($i=1, 2, \dots, S$), e x_i é o valor que a espécie i apresenta para esse *trait* ou categoria de *trait*. De um ponto de vista ecológico considera-se que este índice identifica os *traits* ou categorias dominantes numa comunidade e está diretamente relacionado com a hipótese *mass ratio* de Grime (1998) que considera que são os *traits* das espécies mais abundantes que determinam os processos dos ecossistemas (Ricotta e Moretti, 2011). Este índice pode ser bastante valioso como indicador de distúrbio ambiental, uma vez que permite observar a alteração no valor médio de um *trait* num cenário de distúrbio em que o ambiente filtra determinados *traits* (teoria de habitat templet) (Vandewalle et al., 2010). Tendo em conta que este índice calcula o valor médio de cada *trait* separadamente, também permite calcular o valor médio de categorias do mesmo *trait* possibilitando assim a comparação entre categorias de um *trait* (Van der Linden et al., 2016).

1.6.3. Diversidade funcional em macroinvertebrados de água doce

Os macroinvertebrados aquáticos são um grupo de organismos bem descrito taxonomicamente, com uma distribuição alargada, e são bastante abundantes e diversos. Respondem a uma grande variedade de impactos ambientais com variadas estratégias de adaptação. Portanto, são um bom indicador das condições ambientais em determinado local e do efeito dos distúrbios ambientais ao longo do tempo. Além disso as metodologias de amostragem destes organismos são fáceis e de baixo custo. A sua importância no funcionamento do ecossistema está particularmente ligada aos hábitos alimentares bastante diversos que apresentam, podendo alimentar-se, por exemplo, de macrófitas, fitoplâncton e matéria orgânica particulada fina (afetando os ciclos de nutrientes e decomposição) (Wallace e Webster, 1996). Podem ainda ter impacto como engenheiros do ecossistema (Statzner, 2012) ou como fonte alimentar dos níveis tróficos superiores (e.g. peixes) (Covich et al., 1999).

A teoria do habitat templet de Southwood (1977) inspirou vários autores a aplicarem esta teoria

nos ecossistemas de água doce através do estudo das comunidades de macroinvertebrados numa tentativa de estabelecer estratégias de biomonitorização (Menezes et al., 2010). Na verdade, estudos preliminares tiveram sucesso na discriminação entre locais impactados e locais de referência à escala da bacia hidrográfica (Charvet et al., 1998), regional (Dolédéc et al., 1999) e europeia (Statzner et al., 2001) com o uso dos *traits* biológicos de macroinvertebrados de água doce. No entanto, a recolha de informação funcional sobre algumas espécies pode ser difícil e não existe consenso sobre exatamente quais *traits* das espécies usar para calcular a diversidade funcional de comunidades de macroinvertebrados (Schmera et al., 2017).

O primeiro uso de um conceito de funcionalidade em macroinvertebrados de água doce é atribuído a Cummins (1974) que distinguiu os macroinvertebrados de acordo com a sua alimentação. Foram Townsend e Hildew (1994) que adaptaram a teoria habitat templet aos ecossistemas de rio sugerindo que eram as alterações ao longo do tempo e a heterogeneidade espacial que funcionavam como filtro para determinados *traits* nestes sistemas. Segundo estes autores, a composição funcional das comunidades de macroinvertebrados deve ser baseada nos *traits* biológicos incluindo: tamanho máximo do corpo, potencial número de descendentes por ciclo reprodutivo, potencial número de ciclos reprodutivos por indivíduo, forma de reprodução, proteção parental, distâncias percorridas a favor ou contra a corrente, ligação ao solo ou substrato, forma e flexibilidade do corpo, formas de vida de resistência, capacidade de regeneração, tipo de alimento que consomem, hábitos alimentares e respiração. Os *traits* ecológicos como por exemplo, tolerância a variações de humidade e variabilidade no uso de habitats também devem ser tidos em conta. Mais tarde, Usseglio-Polatera et al. (2000) e Tachet et al. (2010) desenvolveram uma base de dados de *traits* de macroinvertebrados europeus onde incluíram *traits* biológicos (tamanho máximo do corpo, ciclo de vida, número de ciclos reprodutivos por ano, tipos de fases aquáticas, forma de reprodução, dispersão, formas de resistência, modo de respiração, locomoção, tipos de alimentos que consomem, hábitos alimentares) e *traits* ecológicos (distribuição lateral e longitudinal no rio, preferências de substrato e de altitude, velocidade de corrente, nível trófico, preferências de temperatura e salinidade, valor de sapróbios, e tolerância de pH). Os *traits* de macroinvertebrados de água doce foram usados em vários estudos que testaram a teoria do habitat templet (Statzner et al., 1997: Townsend et al., 1997), que avaliaram interações bióticas (Rader, 1997) e tentaram estabelecer ferramentas de biomonitorização (Charvet et al., 1998; Dolédéc et al., 1999).

Como referido anteriormente, não existe consenso sobre quais os *traits* a usar quando se calcula FD de comunidades de macroinvertebrados dulçaquícolas. O artigo de revisão de Schmera et al. (2017), afirma que a maioria dos artigos que quantificaram FD em macroinvertebrados de água doce usou apenas *traits* biológicos, enquanto que apenas uma pequena parte da literatura calculou FD com *traits* biológicos e ecológicos. Seguindo o trabalho de Verberk et al. (2013), Schmera et al. (2017) sugerem que os *traits* ecológicos não devem ser incluídos no cálculo de FD uma vez que estes são considerados *traits* de resposta

e, portanto, estão mais ligados às preferências ambientais das espécies do que ao funcionamento do ecossistema em concreto. Schmera et al. (2017) salientam, no entanto, que a classificação de *traits* de resposta e *traits* de efeito surgiu em ecologia das plantas e que a sua aplicação em estudos com macroinvertebrados dulçaquícolas pode ser complicada, com autores diferentes a classificar os *traits* de resposta ou de efeito consoante a situação. Estes autores sugerem usar apenas os *traits* de efeito para o cálculo de FD e usar todos os *traits* para determinar a composição funcional das comunidades de macroinvertebrados. Na maioria dos estudos os autores determinam FD através de *traits* relacionados com hábitos alimentares ou então usam *traits* de hábitos alimentares em combinação com *traits* de tamanho ou em combinação com *traits* de locomoção e de relação com o substrato (Schmera et al., 2017). A elevada frequência do uso de *traits* de hábitos alimentares está relacionada com a já referida importância que a alimentação dos macroinvertebrados tem para o funcionamento do ecossistema.

1.7. Objetivos do estudo

Tendo em conta a recente invasão do Rio Neiva pela macrófita *Egeria densa* e uma vez que já existe neste rio a espécie de macrófita nativa *Myriophyllum verticillatum*, o principal objetivo deste estudo foi avaliar e comparar a fauna de macroinvertebrados associada a ambas as macrófitas e em locais sem macrófitas (controlo). Considerou-se estudar as comunidades de macroinvertebrados no verão e inverno, a fim de se verificar se ocorrem diferenças temporais, e também em dois locais distintos do Rio Neiva, de forma a se verificar possíveis diferenças espaciais.

Neste sentido os objetivos específicos deste estudo foram:

- i) Avaliar as condições abióticas em locais com as macrófitas *E. densa* e *M. verticillatum* e em zonas de controlo bem como possíveis variações temporais;
- ii) Caracterizar a complexidade estrutural (dimensão fractal) das macrófitas *E. densa* e *M. verticillatum* de forma a tentar avaliar esta componente com a fauna associada de macroinvertebrados;
- iii) Avaliar as comunidades de macroinvertebrados associadas com as macrófitas *E. densa* e *M. verticillatum* e em zonas de controlo e possíveis variações temporais através de uma abordagem taxonómica (riqueza de espécies, índice de Shannon-Wiener e o índice de equitabilidade de Pielou);
- iv) Avaliar as comunidades de macroinvertebrados associadas com as macrófitas *E. densa* e *M. verticillatum* e em zonas de controlo e possíveis variações temporais através de uma abordagem funcional (FRAO e CWM).

2. Material e Métodos

2.1. Área de estudo

Foi selecionado o Rio Neiva (Noroeste de Portugal) como área de estudo, uma vez que *E. densa* foi recentemente introduzida neste sistema aquático e este rio tem uma baixa perturbação humana (sem barragens e reduzida poluição), o que diminui o possível efeito de outros fatores nas hipóteses a testar. O Rio Neiva nasce no Monte Oural a cerca de 700 m de altitude, flui na direção NE-SO, e possui um comprimento de aproximadamente 40 km, atravessando 5 concelhos (Vila Verde, Ponte de Lima, Barcelos, Esposende e Viana do Castelo). A sua bacia hidrográfica é exorreica, sendo que o rio desagua no Oceano Atlântico, na freguesia de Castelo de Neiva, cerca de 8 km a sul da cidade de Viana do Castelo. Trata-se de uma bacia hidrográfica relativamente pequena, com 241 km² de área, e é limitada a norte pela bacia hidrográfica do Rio Lima e a sul pela bacia hidrográfica do Rio Cávado. Excetuando a nascente do rio, os relevos mais elevados atingem entre 400 e 500 m, em cerca de dois terços da área da bacia (Oliveira e Alves, 2011). É um rio que se encontra regulado com vários açudes ao longo do seu percurso, alterando a dinâmica hidrológica natural e criando habitats lênticos (acima do açude) e lóticos (abaixo do açude). Nos habitats lênticos a macrófita *E. densa* é a espécie de macrófita dominante. Nos habitats lóticos esta espécie coocorre com uma espécie de macrófita nativa (*Myriophyllum verticillatum*) (Figura 1). Assim, para o presente estudo foram selecionados 2 locais lóticos, onde ambas as espécies de macrófita ocorrem, permitindo comparar o seu impacto nas comunidades de macroinvertebrados. Os locais encontram-se nas freguesias de Barroselas (41°38'22.94"N, 8°41'24.83"W) e de Tregosa (41°38'9.78"N, 8°41'46.10"W) (Figura 2).



Figura 1. Local de amostragem (Tregosa) onde se podem observar áreas da macrófita invasora *E. densa* (mais escuras) e áreas da macrófita nativa *M. verticillatum* (mais claras).

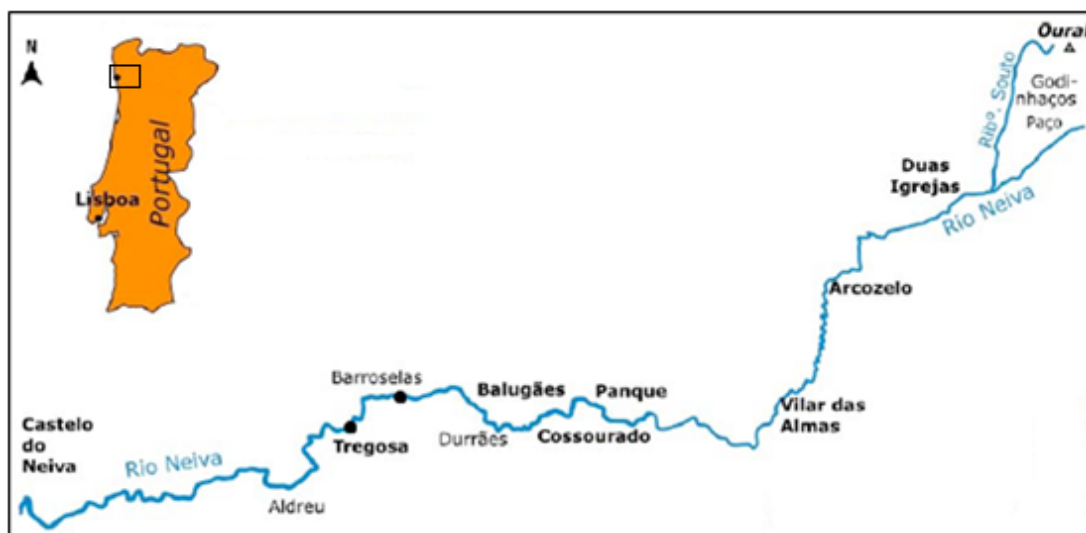


Figura 2. Localização geográfica e traçado em planta do Rio Neiva indicando os locais onde se realizaram as amostragens (pontos pretos). Adaptado de Oliveira (2008).

2.2. Amostragem

Considerando a distribuição de *E. densa* foram realizadas amostragens de macroinvertebrados tendo em conta 3 fatores: tratamento, período do ano e local. Uma vez que ambas as espécies de macrófitas ocorrem nos locais selecionados foi possível estabelecer 3 tratamentos: área sem plantas (tratamento controlo), área com elevada densidade de *M. verticillatum* (tratamento nativa) e área com elevada densidade de *E. densa* (tratamento invasora). De forma a avaliar a influência das macrófitas ao longo do tempo as amostragens foram realizadas no fim do verão de 2018 (verão) e no fim do inverno de 2019 (inverno). Para avaliar a influência de *E. densa* ao longo de um gradiente espacial foram selecionados 2 locais, sendo um mais a montante (local 1 - Barroselas) e outro mais a jusante (local 2 - Tregosa).

Em cada um dos locais selecionados foram coletadas 4 réplicas ($n=4$) por tratamento. Para cada réplica coletou-se a fauna de macroinvertebrados associada às manchas de plantas (i.e. invasora e nativa) e ao controlo, para além de recolhas de amostras do sedimento e cálculo da área total das manchas de plantas através da determinação da largura e comprimento dessas manchas. A amostragem dos macroinvertebrados foi realizada com arrastos de rede de mão durante 30 segundos, para garantir sempre o mesmo esforço de amostragem. Isto permitiu determinar a abundância como indivíduos capturados por unidade de esforço (ind. CPUE). A rede de mão tinha uma abertura de 25 cm de diâmetro e uma malha de 500 μm . Passaram-se as amostras recolhidas por um crivo também com 500 μm e os organismos foram armazenados no local em frascos com 70% etanol para preservação. As amostras de sedimento foram recolhidas nos primeiros 10 cm de profundidade com um core de 10 cm de diâmetro e armazenadas em sacos plásticos identificados. De cada mancha de planta foram recolhidas amostras para posterior determinação da complexidade estrutural dessas plantas.

2.3. Análises do sedimento

As amostras de sedimento recolhidas foram secas numa estufa a 60°C durante cerca de 90 horas. Após a secagem das amostras, foi recolhida uma pequena sub-amostra homogênea de cerca de 30 ml, para ser utilizada na quantificação da matéria orgânica. O resto foi utilizada na análise do tamanho das partículas (granulometria).

A análise da granulometria foi realizada com o auxílio de uma peneira por agitação Ro-Tap. Cada amostra de sedimento foi peneirada durante 10 minutos. A peneira por agitação é composta por 7 crivos com tamanhos de rede correspondentes a diferentes classes da escala de Wentworth (1922) (> 2 mm, 1-2 mm, 0.5-1 mm, 0.25-0.5 mm, 0.125-0.25 mm, 0.063-0.125 mm, e <0.063 mm). Após a peneiração o sedimento retido em cada crivo foi pesado de forma a determinar a percentagem de cada classe da escala de Wentworth em relação ao peso total da amostra. Uma vez que as amostras muitas vezes apresentaram sedimento de tamanho bastante superior a 2 mm (maior crivo utilizado) e a escala de Wentworth apresenta classes com tamanhos definidos acima destes 2 mm, foram também pesados e medidos separadamente os sedimentos de maior tamanho de cada amostra. Além da percentagem de cada classe da escala de Wentworth, também foi calculado o tamanho médio do grão (mm e ϕ) de cada amostra de sedimento de acordo com Folk e Ward, (1957). O valor do tamanho médio do grão na unidade ϕ foi utilizado para classificar o sedimento de cada amostra de acordo com Folk e Ward, (1957). O cálculo do valor médio do tamanho do grão foi realizado com o Excel Macro Gradistat versão 8.0 (Blott e Pye, 2001).

Para a quantificação da matéria orgânica, cada sub-amostra de sedimento foi pesada em uma balança com escala de precisão de 0.001 g de forma a obter o peso inicial do sedimento. Após a pesagem inicial as amostras de sedimento foram colocadas numa mufla a 550°C durante 4 horas de forma a ocorrer a combustão da matéria orgânica. Depois das 4 horas de combustão, as amostras foram novamente pesadas permitindo obter o peso final após a combustão. A matéria orgânica foi calculada através da percentagem de peso perdido após a combustão (seguindo Sousa et al., 2007).

2.4. Complexidade estrutural das plantas

A geometria Euclidiana baseia-se em objetos ideais que não existem na natureza e que só podem ter dimensões inteiras (1, 2 e 3 dimensões) (Halley et al., 2004). Por este motivo, é usada a geometria fractal para calcular a complexidade das formas naturais. Este cálculo é feito pela dimensão fractal (D), que descreve a complexidade de um objeto natural, ou seja, a capacidade deste objeto preencher o espaço euclidiano em que se encontra (Mandelbrot, 1983; Sugihara e May, 1990). Assim, D é um valor não inteiro, que pode variar entre 0 e 1 se o objeto fractal estiver disposto numa linha, ou entre 0 e 2 se estiver disposto

num plano (Halley et al., 2004). Um objeto fractal ideal apresenta auto similaridade em todas as escalas de observação, ou seja, a sua geometria repete-se infinitamente em todas as escalas e, portanto, uma pequena parte do objeto é idêntica ao objeto inteiro (Feder, 1988). Alguns organismos podem ser descritos por D apesar de não serem objetos fractais ideais. Este é o caso das macrófitas, que apesar de não serem objetos fractais ideais, apresentam similaridade suficiente dentro de uma gama de escalas espaciais relevante para que o cálculo de D seja válido e útil na descrição da sua complexidade estrutural (Hastings e Sugihara, 1993).

Foi calculada a D de ambas as espécies de macrófitas, baseadas na área da planta (DA) e perímetro da planta (DP). Estas medidas de D podem representar propriedades diferentes das macrófitas: DA descreve como as plantas ocupam o espaço, indicando como a perceção de área de superfície da planta pode alterar dependendo da escala em que é vista, enquanto que DP está relacionada com os espaços entre as partes da planta, descrevendo o grau de convolução do contorno destas, ou seja, indicando o seu grau de dissecação (Halley et al., 2004; McAbendroth et al., 2005). Ambas as medidas podem ser significativas para os macroinvertebrados que vivem agarrados às plantas ou entre elas (McAbendroth et al., 2005; Ferreira et al., 2011; Ferreira et al., 2013).

Durante a amostragem foram recolhidas manualmente plantas da espécie nativa *M. verticillatum* e da espécie invasora *E. densa*. Das plantas recolhidas, foram selecionados 10 segmentos inteiros e intactos com cerca de 25 cm de comprimento de cada espécie. De forma a calcular DA e DP, cada segmento de planta foi colocado num tabuleiro branco com água, e depois foi fotografado. Esses segmentos foram fotografados a 2 ampliações diferentes (1.5X e 8X) a fim de se avaliar o efeito da variação da escala na dimensão fractal de ambas as espécies. Foram tiradas sempre 2 fotografias em cada ampliação, e posteriormente selecionou-se a foto com melhor qualidade. Foram eliminados os reflexos e melhorada a luminosidade e contraste das fotos selecionadas. De seguida, estas fotos foram convertidas em linhas de contorno da planta para o cálculo de DP e mantidas na forma normal para o cálculo de DA. Tanto para a DP como para a DA, as fotos foram convertidas em fotos binárias a preto e branco. Estas fotos a preto e branco foram usadas para calcular a DP e DA pelo método *box-counting* (Sugihara e May, 1990). Foram colocadas 10 grelhas em cada imagem, em que o quadrado mais pequeno da grelha variou entre 2, 4, 6, 8, 12, 16, 32, 64, 128 e 256 pixéis de comprimento lateral (s) (segundo Thomaz et al., 2008; Dibble e Thomaz., 2009). Contaram-se os quadrados ocupados pela planta em cada grelha (N) e a dimensão fractal correspondeu ao declive da relação entre $\log(N)$ e $\log(1/s)$. O processamento das fotografias e o cálculo de DA e DP foi realizado no software ImageJ (Rasband, 1997-2008).

Cada segmento de planta selecionado obteve 4 valores de D, dependendo se foi considerado o perímetro ou a área da planta, e se foi considerada a ampliação 1.5X ou 8X. Por fim, como o método *box-counting* usado é bastante sensível ao número de quadrados ocupados pela planta, principalmente na grelha

de escala mais pequena (quadrados com 2 x 2 pixéis) (Halley et al., 2004), os valores de DA e DP foram comparados nessa escala, e para a escolha de qual D a utilizar avaliou-se qual representava melhor a relação entre a ocupação da grelha (nº de quadrados ocupados) e o tipo de D (i.e. DA e DP) (segundo Ferreira et al., 2011).

2.5. Identificação taxonómica e funcional dos macroinvertebrados

Tendo em conta que as amostras de macroinvertebrados recolhidas também tinham plantas, folhas ou sedimento, realizaram-se triagens das amostras removendo apenas os macroinvertebrados para novos frascos com 70% etanol. As triagens foram realizadas em tabuleiros de fundo branco e em condições de boa luminosidade de forma a facilitar a visualização dos organismos que foram removidos com o auxílio de uma pinça. Os macroinvertebrados foram contabilizados e identificados taxonomicamente de acordo com Tachet et al. (2010) até ao nível da família e quando possível até ao nível da espécie. A identificação e a contagem dos organismos foram realizadas com o auxílio de uma lupa. Assim, foi possível obter uma matriz taxa-tratamento e determinar a abundância e os índices de diversidade taxonómica (riqueza de espécies, índice de Shannon-Wiener, índice de equitabilidade de Pielou) em cada tratamento, período do ano e local.

Todos os taxa identificados foram posteriormente classificados de acordo com Tachet et al. (2010) em 5 *traits* abrangendo 30 categorias (Tabela 1). Foram selecionados *traits* relacionados com o ciclo de vida, características morfológicas e preferências ambientais dos taxa identificados, tendo em conta a sua importância na estrutura da comunidade e funcionamento do ecossistema. Foi usada uma abordagem *fuzzy coding* (Chevenet et al., 1994) em que um valor entre 0-5 era atribuído a cada categoria de cada *trait* tendo em conta a afinidade do taxon por aquela característica. Quanto maior a afinidade de um taxon para determinada categoria de um *trait* maior o valor atribuído. Assim, a abordagem *fuzzy coding* consegue capturar a variabilidade na afinidade de determinado taxon para as diferentes categorias de um *trait*, ou seja, incorpora a variabilidade espacial e temporal que os taxa podem apresentar nos seus *traits* (Statzner e Bêche, 2010). De seguida, estes valores de afinidade foram normalizados numa escala de 0-1 de forma a dar o mesmo peso a todos os *traits*. Com esta classificação obteve-se uma matriz de taxa-*trait* para cada período de amostragem. A matriz taxa-tratamento de cada período foi relativizada (conversão do valor absoluto de abundância em abundância relativa). Esta, em conjunto com a matriz taxa-*trait* do período respetivo, permitiu calcular a média ponderada da comunidade para cada *trait* (CWM) e o coeficiente de entropia quadrática de Rao (FRAO). O cálculo de CWM e FRAO foi realizado com o Excel Macro (Leps et al., 2006; <http://botanika.bf.jcu.cz/suspa/FunctDiv.php>).

Seguindo a recomendação de Ricotta e Moretti (2011) foram calculados o CWM e o FRAO das comunidades de macroinvertebrados pela sua complementaridade na descrição funcional destas

comunidades. A CWM permite observar a composição funcional das comunidades de macroinvertebrados, determinando a proporção de cada categoria de cada *trait* nas comunidades de macroinvertebrados associadas aos diferentes tratamentos com base na abundância das espécies. Isto permite comparar as comunidades dos diferentes tratamentos com base na composição funcional (quais as categorias de cada *trait* mais ou menos representadas). Os CWMs calculados correspondem aos *traits*: tamanho, tipo de alimentação, microhabitats, ciclo de vida, e fluxo de água (Tabela 1). Foram analisados estes *traits* porque são os *traits* biológicos (tamanho, ciclo de vida e tipo de alimentação) mais constantemente usados na literatura dada a sua relação com o funcionamento do ecossistema. Nos *traits* ecológicos foram utilizados os microhabitats e fluxo de água porque são os *traits* associados aos requerimentos ambientais dos macroinvertebrados que mais provavelmente estão relacionados com a variação ambiental causada pela macrófita invasora. O coeficiente de entropia quadrática de Rao (FRAO) foi calculado porque dá uma ideia geral da diversidade funcional de cada comunidade permitindo perceber quais as comunidades mais funcionalmente diversas.

Tabela 1. *Traits* e as respetivas categorias usadas para classificar as comunidades de macroinvertebrados.

	<i>Traits</i>				
	Tamanho	Tipo de alimentação	Microhabitats	Ciclo de vida	Fluxo de água
Categorias	< 2.5 mm	Absorvedor	Sedimentos grosseiros	≤ 1 ano	Nulo
	2.5-5 mm	<i>Deposit feeder</i>	Cascalho	>1 ano	Lento
	5-10 mm	Trituradores	Areia		Moderado
	10-20 mm	Raspadores	Vasa (lama)		Rápido
	20-40 mm	Filtradores	Vasa (lodo)		
	40-80 mm	Perfuradores	Macrófitas		
	40-80 mm	Predadores	Micrófitas		
	> 80 mm	Parasitas	Galhos/Raízes Detritos orgânicos		

2.6. Análise dos dados

Análises de variância (ANOVA) e modelos lineares generalizados (GLM) foram utilizados para se testar as possíveis diferenças entre os diferentes tratamentos (controlo, nativa e invasora) ao longo dos diferentes períodos do ano (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). As ANOVAS foram testadas para

todos os dados, com a exceção do uso de GLMs para os dados que mesmo após serem transformados não passaram nas premissas da ANOVA de distribuição normal e homocedasticidade dos resíduos.

ANOVAS foram utilizadas a fim de se comparar: a abundância total, diferentes manchas de plantas selecionadas, riqueza de espécies, índice de Shannon-Wiener e o índice de equitabilidade de Pielou. Em relação aos taxa observados associados aos diferentes tratamentos considerou-se testar apenas aqueles que apresentaram uma frequência de ocorrência igual ou superior a 30%, ou seja, aqueles que ocorrem em pelo menos 30% das amostras (i.e. taxa considerados dominantes). As variáveis selecionadas foram testadas através de uma ANOVA em que se utilizou como fatores: os diferentes tratamentos (controle, nativa e invasora), períodos do ano (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). As premissas da ANOVA de homogeneidade das variâncias e distribuição normal foram verificadas através das funções *leveneTest* e *shapiro.test* que fazem parte do pacote *car* (Fox e Weisberg, 2011). As variáveis que falharam em passar nesses testes foram transformadas pelos métodos Box-Cox através da função *boxcox* que pertence ao pacote *MASS* (Venables e Ripley, 2002)

GLMs foram utilizados para as variáveis que não seguiram as premissas da ANOVA de distribuição normal e homocedasticidade dos resíduos. Como a maior parte destas variáveis apresentavam uma baixa dispersão (i.e., a variância desses dados era muito menor que a sua média) optou-se por se utilizar modelos com uma distribuição de erros do tipo quasipoisson (seguindo Zuur et al., 2009). Em cada modelo a variável selecionada era sempre a variável resposta, e os fatores tratamento, período do ano e local as variáveis preditivas categóricas. A interação entre os fatores tratamento, local e período foram incluídas em todos os modelos. Em todos os modelos considerou-se verificar os resíduos dos modelos quanto aos erros se estes satisfaziam os pressupostos de normalidade, linearidade, homocedasticidade e independência. Os modelos foram feitos através da função *glm* que faz parte do pacote *MASS* (Venables e Ripley, 2002).

Foram feitas comparações *pairwise* para os resultados da ANOVA ou GLM que foram significativos. As comparações *pairwise* foram feitas através da função *lsmeans* que faz parte do pacote *lsmeans* (Lenth, 2016).

A mesma metodologia descrita acima para as ANOVAS e GLMs foi adotada para se analisar FRAO e as 30 categorias pertencentes aos 5 *traits* selecionados (tamanho, tipo de alimentação, microhabitats, ciclo de vida e fluxo de água) ao longo dos diferentes tratamentos, períodos do ano e locais.

Em todos os testes estatísticos utilizou-se o *software* R (R Development Core Team, 2014).

3. Resultados

3.1. Granulometria e matéria orgânica do sedimento

De uma forma geral a granulometria do sedimento não variou muito entre os tratamentos, períodos do ano e locais. O tratamento controlo apresentou a maior quantidade de sedimento grosseiro, com o cascalho representando cerca de 75% do total, o restante sendo composto por areia e vasa. A composição do sedimento para o tratamento controlo foi semelhante nos 2 períodos do ano e nos 2 locais. O tratamento com planta nativa também apresentou uma composição em que predominou principalmente sedimento grosseiro, com o cascalho representando cerca de 70% do total em ambas os períodos do ano. Comparando os locais, o tratamento de planta nativa teve uma percentagem de cascalho no local 2 ligeiramente superior. Em relação ao tratamento com planta invasora observaram-se diferenças entre os períodos do ano. Tanto no verão como no inverno, o sedimento associado à planta invasora apresentou mais areia e vasa que nos outros tratamentos. No verão, as manchas de planta invasora continham mais areia e sedimentos finos que os outros tratamentos, mas ainda assim eram substratos maioritariamente grosseiros com cerca de 60% de cascalho. No inverno, o sedimento presente no tratamento com a planta invasora era maioritariamente composto por areia e vasa (64%) (Figura 3). Apesar do tratamento controlo apresentar a maior quantidade de material grosseiro, o tratamento com planta nativa foi o que apresentou o sedimento com um tamanho médio de grão maior em ambos os períodos. No entanto, o facto do tratamento de planta nativa apresentar o sedimento de maior tamanho em ambos os períodos está maioritariamente associado ao facto de o local 2 ter sido onde este tratamento apresentou o sedimento com maior tamanho médio de grão. O tratamento de planta invasora apresentou o tamanho de grão mais pequeno em ambos os períodos e locais (Tabela 2).

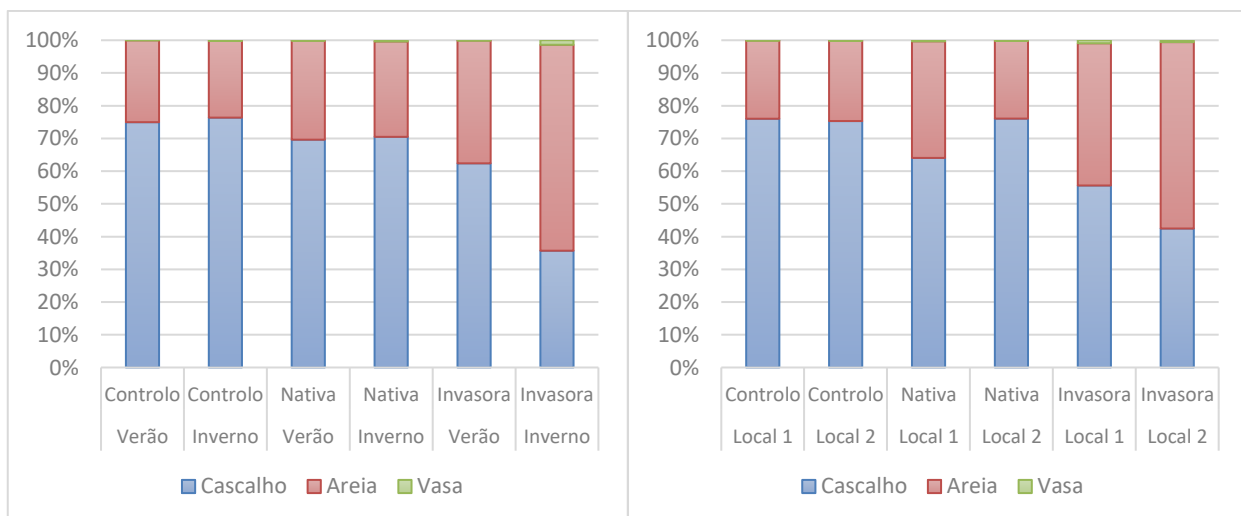


Figura 3. Percentagem de cascalho, areia e vasa por tratamento nas amostras de sedimento coletadas nos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2).

Tabela 2. Tamanho médio do grão (mm), ϕ , e descrição de acordo com Folk e Ward (1957) das amostras de sedimento dos 3 tratamentos coletadas nos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2).

Tratamento	Tamanho médio do grão (mm)	ϕ	Descrição
Controlo verão	7.4	-2.4	Cascalho fino
Controlo inverno	8.9	-2.7	Cascalho fino
Nativa verão	8.8	-2.7	Cascalho fino
Nativa inverno	9.9	-2.5	Cascalho fino
Invasora verão	6.6	-2.0	Cascalho fino
Invasora inverno	1.6	-0.6	Areia bastante grosseira
Controlo local 1	9.0	-2.7	Cascalho fino
Controlo local 2	7.3	-2.5	Cascalho fino
Nativa local 1	5.6	-2.1	Cascalho fino
Nativa local 2	13.1	-3.1	Cascalho médio
Invasora local 1	3.3	-1.2	Cascalho muito fino
Invasora local 2	4.9	-1.4	Cascalho muito fino

O sedimento associado as áreas com planta nativa e ao tratamento controlo apresentou percentagens de matéria orgânica semelhantes em ambos os períodos do ano e nos 2 locais. Nas áreas com planta invasora, a percentagem de matéria orgânica no sedimento foi superior no inverno em comparação com o verão, e no local 1 em comparação com o local 2. No verão, o sedimento associado à macrófita nativa foi o que apresentou os valores mais altos de matéria orgânica, enquanto que no inverno o sedimento associado à planta invasora foi o que apresentou os valores mais altos (Figura 4).

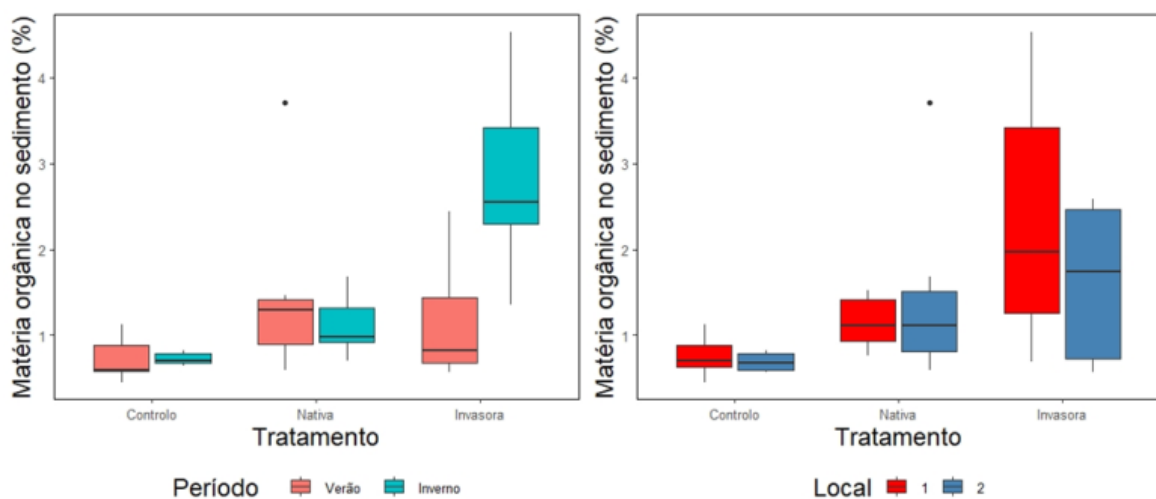




Figura 4. Diagrama de caixa da percentagem de matéria orgânica por tratamento das amostras de sedimento coletadas nos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

3.2. Complexidade estrutural das macrófitas

DA e DP mostrou variar para ambos os tipos de planta e ampliações. De uma forma geral, os valores de DA foram sempre maiores que os de DP em ambas as plantas. A planta nativa, *M. verticillatum*, apresentou valores de DP semelhantes para ambas as escalas, para além de que esses valores se mostraram superiores aos observados na planta invasora *E. densa*. A macrófita *E. densa* apresentou diferentes valores de DP na comparação entre as diferentes ampliações, com os maiores valores sendo observados para as plantas na ampliação mais pequena (1.5x). Em relação ao DA a tendência inverteu-se, apresentando a macrófita *E. densa* um maior valor do que a macrófita *M. verticillatum* em ambas as escalas, sendo esta diferença mais acentuada na ampliação de 1.5x. Em ambas as espécies DA foi maior na ampliação 8x do que na ampliação 1.5x (Tabela 3).

Tabela 3. Média (\pm Desvio Padrão) de DP e DA de ambas as espécies de macrófitas para as 2 ampliações usadas.

Espécie de Macrófita	Dimensão Fractal	Ampliação 1.5x	Ampliação 8x	Fotografia
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	DP	1.57 \pm 0.03	1.53 \pm 0.07	
	DA	1.68 \pm 0.04	1.85 \pm 0.02	
<i>Egeria densa</i>	DP	1.45 \pm 0.02	1.27 \pm 0.05	
	DA	1.77 \pm 0.03	1.87 \pm 0.02	

Imagens a preto e branco representam a complexidade estrutural das macrófitas

Os resultados mostraram que a D das plantas quando representada pela área (DA) apresenta uma maior ocupação da grelha do que quando representada pelo perímetro (DP), contribuindo para que os valores de DA fossem maiores que os de DP para ambas as espécies de macrófitas. Quanto mais planta era incluída na fotografia mais células eram ocupadas na escala mais pequena. Neste sentido, foi possível observar que a DA dependeu mais da quantidade de planta incluída na fotografia do que a DP, uma vez que quando se considera apenas o perímetro da planta o aumento da ocupação da grelha com o aumento de planta fotografada não mostrou ser tão acentuado. Sendo assim, usar mais ou menos planta nas imagens para o cálculo de DA, mostrou variar bastante a ocupação da grelha (número de células) na escala mais pequena e consequentemente a dimensão fractal, diferente do observado para os valores de DP (Figura 5).

Assim sendo, para a avaliação da fauna associada à complexidade estrutural das plantas decidiu-se considerar apenas os valores de DP de forma a reduzir o efeito da quantidade de planta fotografada e permitir uma melhor comparação entre as duas espécies de macrófitas.

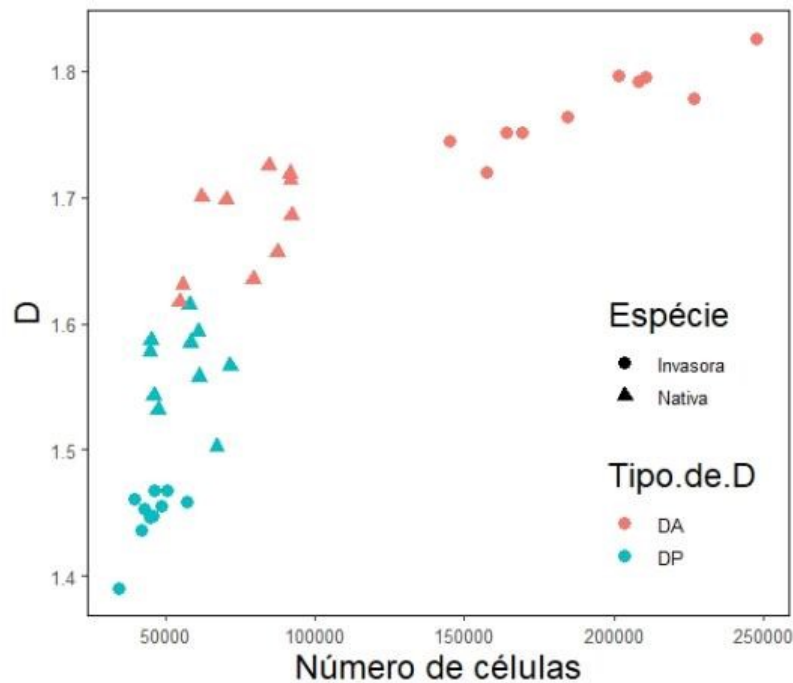


Figura 5. Relação entre DA (rosa) e DP (azul) e o número de células ocupadas na grelha de escala mais pequena (células de 2 pixels de lado) discriminando as duas espécies de macrófitas.

3.3. Composição taxonómica

Foram identificados um total de 3240 organismos, correspondendo a 58 taxa de macroinvertebrados dulçaquícolas associados aos diferentes tratamentos (Anexo 1). Os 58 taxa identificados correspondem a 3 filos (Arthropoda, Annelida e Mollusca). Destes, o filo Arthropoda foi o mais diverso, contendo a classe Insecta (50 taxa) organismos pertencentes a 7 ordens diferentes (Plecoptera, Diptera, Odonata, Tricoptera, Ephemeroptera, Hemiptera e Coleoptera). Além de insetos o filo Arthropoda também apresentou organismos da classe Malacostraca (ordem Amphipoda). Os insetos foram o grupo mais diverso representando 86% dos taxa observados. Organismos da ordem Ephemeroptera representaram o grupo mais abundante (52%), apresentando 3 dos 10 taxa mais abundantes (Baetidae (27%), Ephemerella (21%) e Caenis (3%) (Tabela 4).

Tabela 4. Abundância média (\pm desvio padrão) dos 10 taxa mais abundantes associados aos diferentes tratamentos (controle, nativa e invasora) tendo em conta os diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2).

Grupo taxonómico	Verão						Inverno						Abundância média total	Rank
	Local 1			Local 2			Local 1			Local 2				
	Controlo	Nativa	Invasora	Controlo	Nativa	Invasora	Controlo	Nativa	Invasora	Controlo	Nativa	Invasora		
Arthropoda														
Insecta														
Plecoptera														
Leuctridae	1.3±1.6	2.8±3.0	0.3±0.4	3.3±3.5	1.8±1.1	1.0±0.7	10.0±3.9	0.3±0.4	0	4.5±2.7	0.5±0.5	0.3±0.4	2.15±1.53	6
Diptera														
Chironomidae	4.5±5.3	11.0±10.3	2.3±2.9	1.3±1.6	2.0±1.9	1.8±2.1	14.5±2.3	5.5±3.6	31.3±14.3	10.8±9.4	6.3±3.6	15.5±9.1	8.88±5.53	3
Atherix	1.5±1.7	4±5.2	1.8±1.9	10.3±9.4	2.3±1.8	4.0±3.1	1.0±1.2	0	0	0	2.5±3.3	0	2.27±2.30	5
Atrichops crassipes	0.3±0.4	0.5±0.5	0.3±0.4	0	0	0	0.3±0.4	0	8.8±5.7	0	12.0±12.0	0.5±0.9	1.88±1.70	8
Odonata														
Calopteryx	0	2.3±1.5	5.5±4.2	0.3±0.4	2.5±1.1	2.8±1.1	0	0.5±0.9	3.5±2.5	0	1.0±1.0	1.8±0.8	1.67±1.12	9
Tricoptera														
Hidroptilidae	0.8±0.8	4.5±5.6	2.5±4.3	0	1.8±2.5	7.3±12.0	0	0	0.8±1.3	0	0	0	1.46±2.21	10
Efemeroptera														
Ephemerella	0	0	0	0	0	0	21.0±16.5	88.8±55.1	14.3±8.6	0.8±0.8	27.8±11.5	18.8±8.1	14.27±8.38	2
Baetidae	0.3±0.4	39.5±45.6	0.5±0.9	1.0±1.7	26.8±8.9	2.0±0.7	27.8±33.8	43.3±14.8	5.3±5.4	0.3±0.4	37.8±26.2	37.8±14.5	18.50±12.8	1
Caenis	0.8±1.3	0	0	0.3±0.4	0.3±0.4	0.8±0.8	2.5±1.7	1.8±2.1	12.5±4.9	4.3±5.6	1.3±1.1	0.5±0.9	2.06±1.60	7
Mollusca														
Gastropoda														
Physa acuta	0	17.0±26.0	4.0±5.8	1.3±2.2	4.5±1.5	21.0±19.9	0	0	2.0±1.2	0	1.8±2.1	0	4.29±4.89	4

A abundância de macroinvertebrados foi significativamente diferente na comparação entre tratamentos ($F= 9.202$, $p< 0.001$) e períodos do ano ($F= 18.333$, $p< 0.001$) (Figura 6). Comparações *pairwise* indicaram que a abundância da fauna associada ao tratamento com planta nativa foi significativamente superior da associada ao tratamento controlo ($t= 2.723$, $p< 0.05$). Apesar do tratamento com planta nativa ter atraído uma maior abundância de fauna associada quando comparado a fauna associada ao tratamento com planta invasora, essas diferenças não foram estatisticamente significativas. A abundância de macroinvertebrados foi significativamente maior no inverno do que no verão ($t= 3.02$, $p< 0.01$).

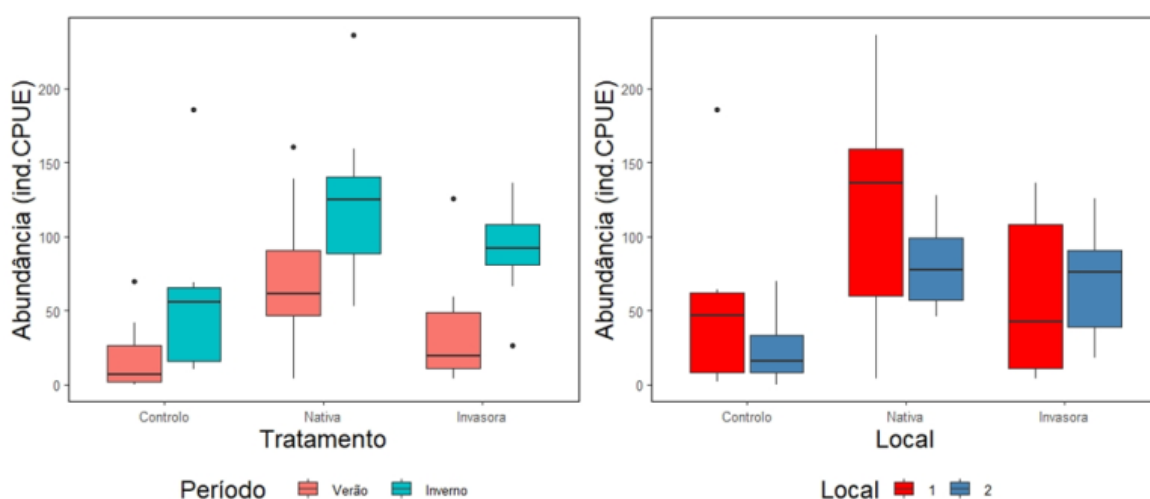


Figura 6. Diagrama de caixa da abundância de macroinvertebrados por tratamento nos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

A análise da abundância de macroinvertebrados em função das áreas das manchas de plantas amostradas não evidenciou diferenças significativas entre as 2 macrófitas. No entanto, apesar do tratamento com a planta invasora apresentar áreas de manchas amostradas um pouco maiores (Figura 7), no geral o tratamento com a planta nativa apresentou uma maior abundância de macroinvertebrados nos dois períodos e locais (Figura 6). De facto, a regressão linear entre as áreas das manchas das plantas e a abundância da fauna associada de macroinvertebrados demonstra claramente que a planta nativa foi mais eficaz em atrair uma maior abundância do que a planta invasora (Figura 8).

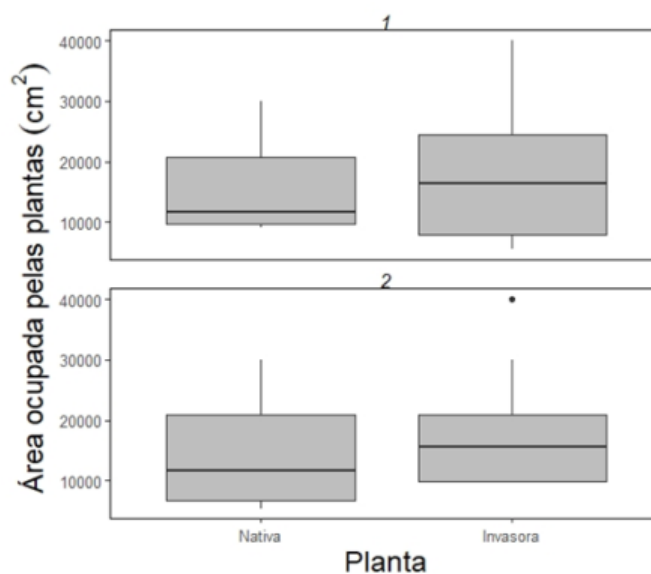


Figura 7. Diagrama de caixa da área ocupada pelas manchas de macrófita nativa e invasora amostradas nos 2 locais selecionados. Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

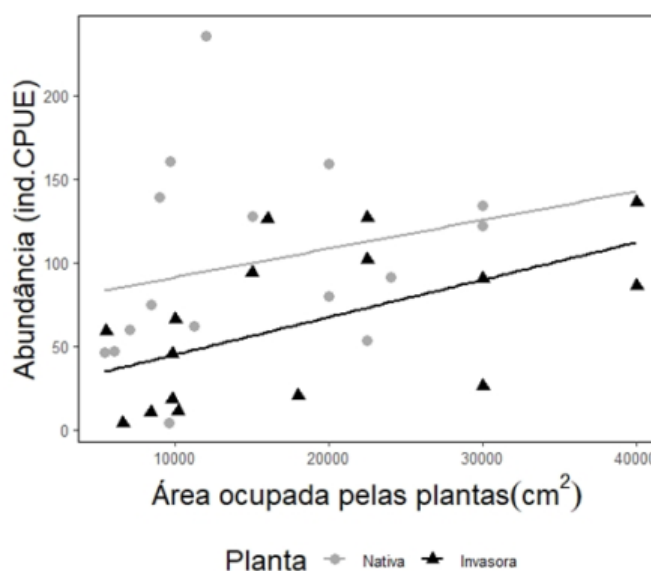


Figura 8. Regressão linear representando a relação entre a área ocupada pelas manchas de macrófita nativa e invasora e a abundância de macroinvertebrados.

A riqueza de espécies foi maior no tratamento com planta nativa, seguido do tratamento com planta invasora e controlo. Esta tendência observou-se principalmente nas amostras recolhidas no verão e nas amostras do local 2. Os maiores valores de riqueza, no geral, foram observados no inverno sendo que as diferenças não foram estatisticamente significativas (Figura 9).

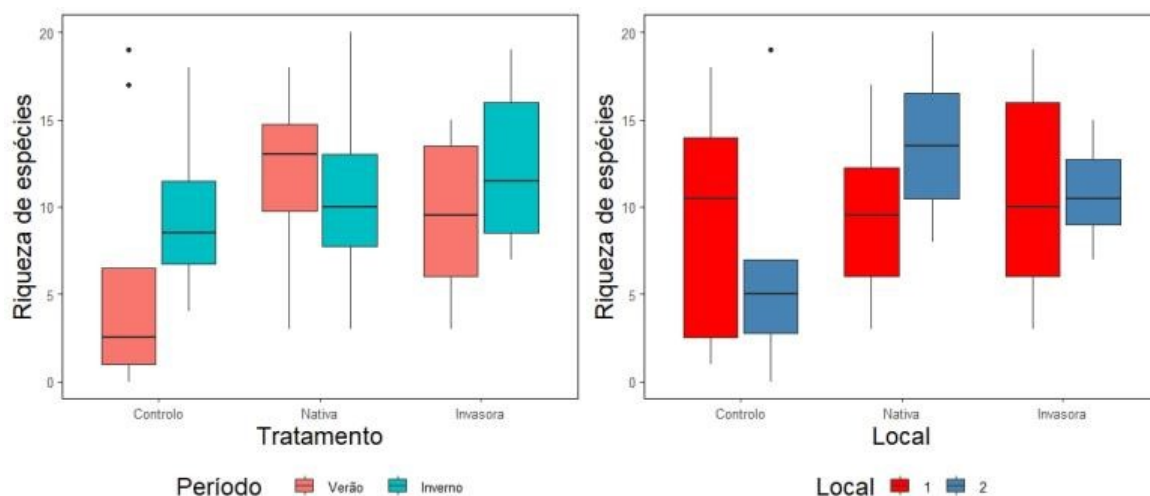


Figura 9. Diagrama de caixa da riqueza de espécies da fauna de macroinvertebrados associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

O índice de Shannon-Wiener foi diferente entre os períodos do ano ($t = 2.306$, $p < 0.05$), com o verão a apresentar valores de diversidade superiores. A interação tratamento x período do ano foi significativamente diferente ($t = -2.309$, $p < 0.05$), provavelmente associado aos baixos valores de diversidade observados para o tratamento planta nativa durante o inverno (Figura 10).

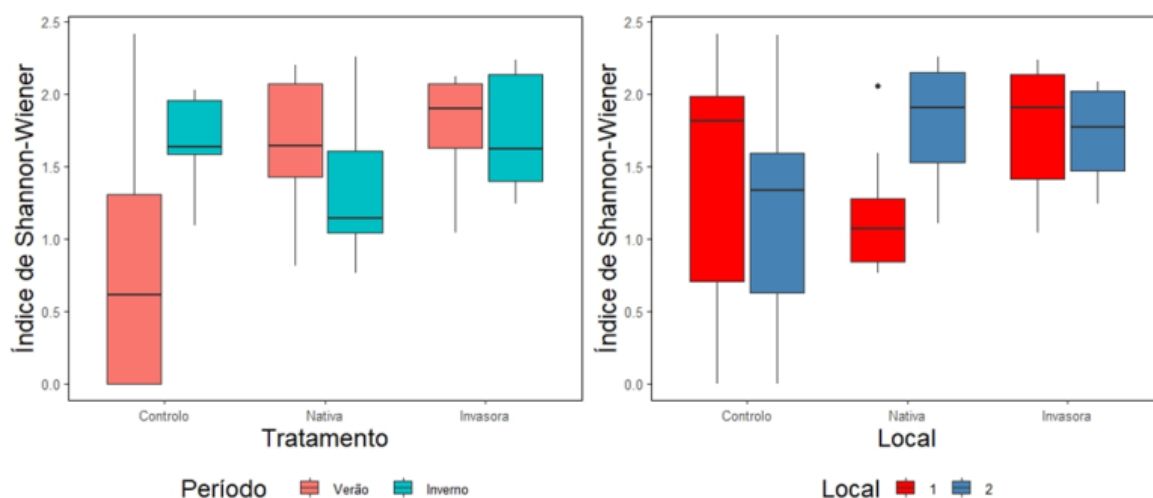


Figura 10. Diagrama de caixa do índice de Shannon-Wiener da fauna de macroinvertebrados associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

O índice de equitabilidade de Pielou apresentou diferenças significativas entre os tratamentos. O tratamento com planta invasora foi estatisticamente diferente dos outros tratamentos ($t = 2.583$, $p < 0.05$), apresentando valores de equitabilidade superiores (Figura 11).

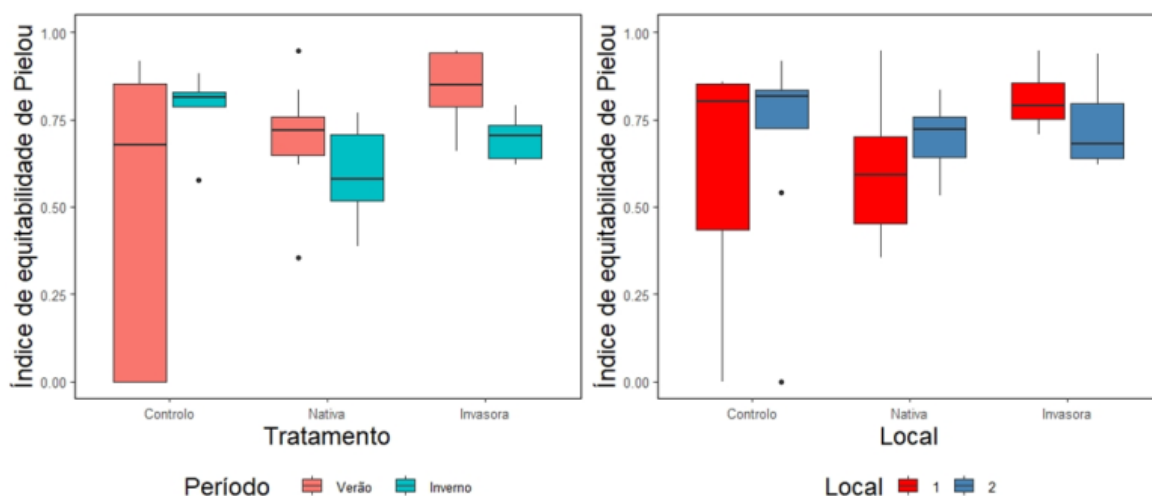


Figura 11. Diagrama de caixa do índice de equitabilidade de Pielou da fauna de macroinvertebrados associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Do total de taxa testados somente 3 apresentaram valores significativamente diferentes na comparação entre os diferentes tratamentos, períodos e locais. Diferenças significativas foram observadas para os organismos da família Chironomidae ao longo dos períodos do ano ($F = 28.786$, $p < 0.001$) e na interação tratamento x período do ano ($F = 7.001$, $p < 0.01$). Os organismos desta família foram mais abundantes no inverno do que no verão. A abundância destes organismos na planta invasora no inverno foi significativamente superior à de todos os tratamentos no verão (Figura 12).

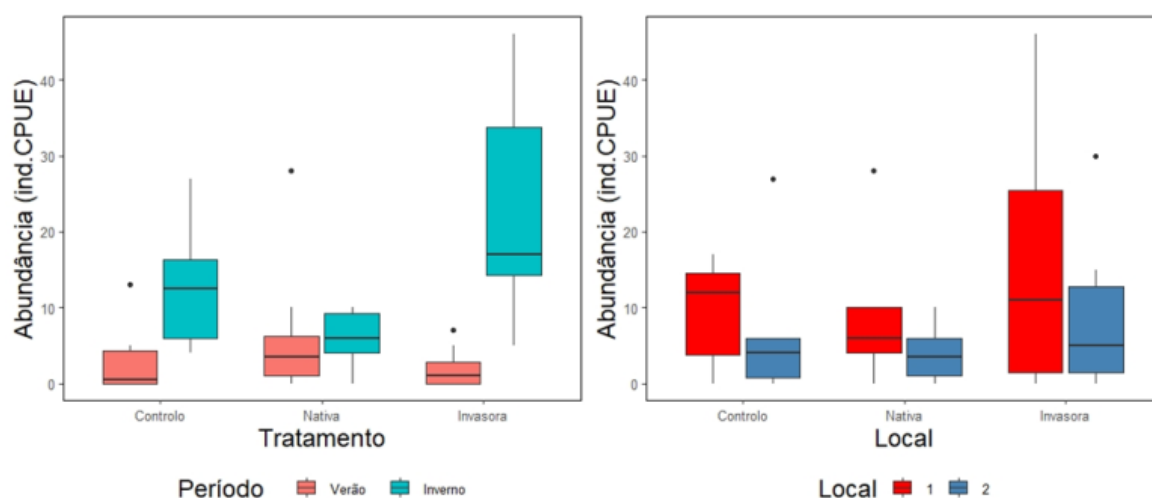


Figura 12. Diagrama de caixa da abundância de organismos da família Chironomidae por tratamento coletados nos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

A abundância dos organismos da família Leuctridae variou ao longo dos diferentes períodos do ano ($t= 3.273$, $p< 0.01$), na interação tratamento x período do ano ($t= -2.914$, $p< 0.01$) e na interação local x período do ano ($t= -2.190$, $p< 0.01$). Os organismos desta família foram mais abundantes no tratamento controle, seguido pelo tratamento de planta nativa e por fim o tratamento de planta invasora, para além de que a maior abundância desses organismos foi observada durante o período do inverno (Figura 13).

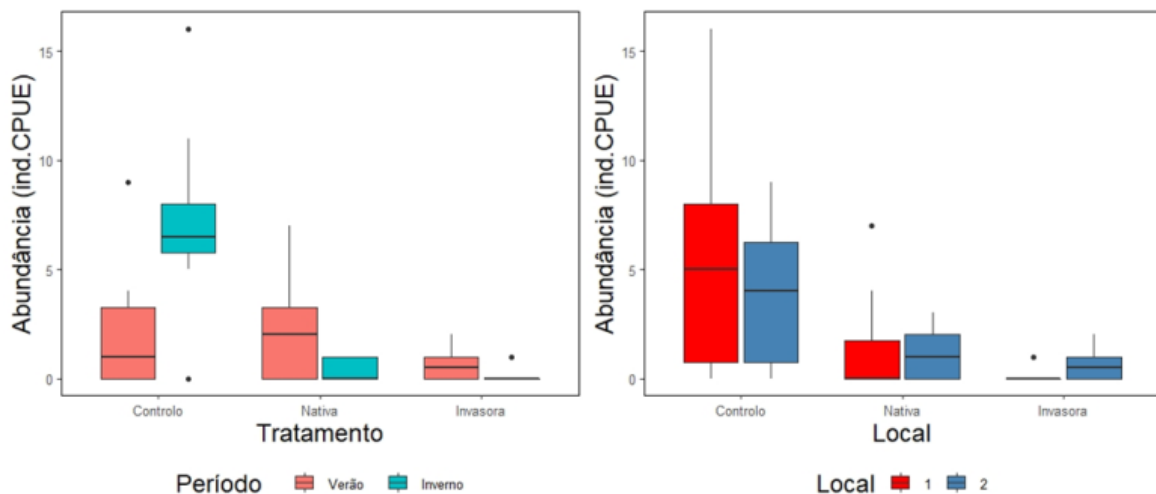


Figura 13. Diagrama de caixa da abundância de organismos da família Leuctridae por tratamento coletados nos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

A abundância dos indivíduos do género *Atherix* foi significativamente diferente entre os diferentes locais de amostragem ($t= 2.445$, $p< 0.05$) e também na interação tratamento x local de amostragem ($t= -2.299$, $p< 0.05$). Os organismos deste género apresentaram valores de abundância maiores no local 2, nos tratamentos controle e de plantas nativas e no período do verão (Figura 14).

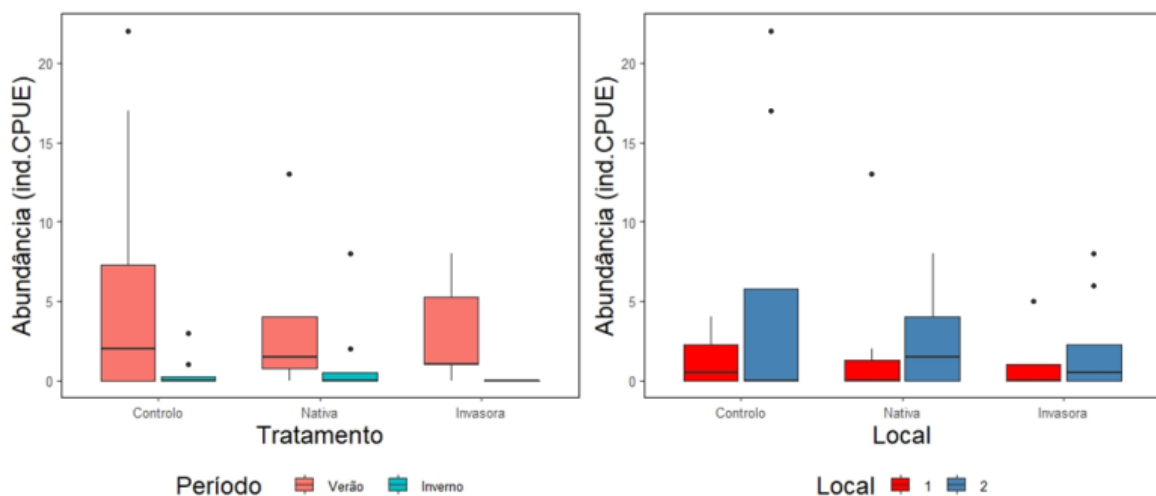


Figura 14. Diagrama de caixa da abundância de organismos do género *Atherix* por tratamento coletados nos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

3.4. Composição funcional

3.4.1. Diversidade funcional (FRAO)

O índice de diversidade funcional FRAO foi significativamente diferente na comparação entre tratamentos ($t = 2.415$, $p < 0.05$), períodos do ano ($t = 2.732$, $p < 0.001$) e na interação tratamento x período do ano ($t = -2.307$, $p < 0.05$). De forma geral, o tratamento de planta invasora apresentou a maior diversidade funcional, seguido do tratamento de planta nativa e do controle. Esta tendência observou-se principalmente no verão onde se observaram valores de FRAO superiores ao inverno, à exceção do tratamento controle. No entanto, comparações *pairwise* indicaram apenas diferenças significativas entre o tratamento de planta invasora e o tratamento controle ($z = 2.415$, $p < 0.05$) sendo que a diversidade funcional das comunidades de macroinvertebrados da planta invasora não foi significativamente diferente da planta nativa (Figura 15).

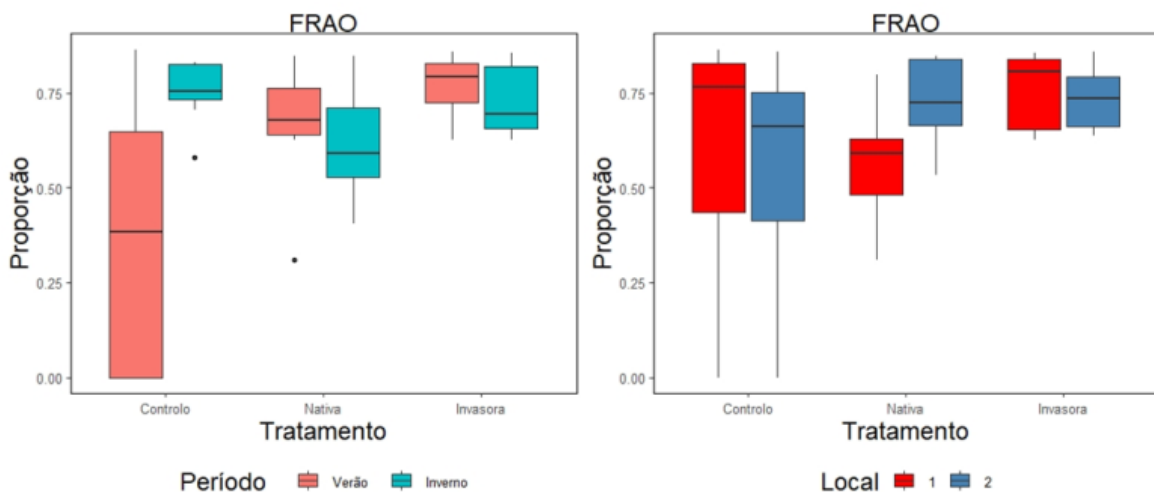


Figura 15. Diagrama de caixa do índice de diversidade funcional FRAO da fauna de macroinvertebrados associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

3.4.2. Média ponderada da comunidade (CWM)

3.4.2.1. Tamanho

Não foram observadas diferenças significativas na proporção de organismos pertencentes à classe menor que 2.5 mm na comparação entre tratamentos, períodos do ano e locais (Figura 16).

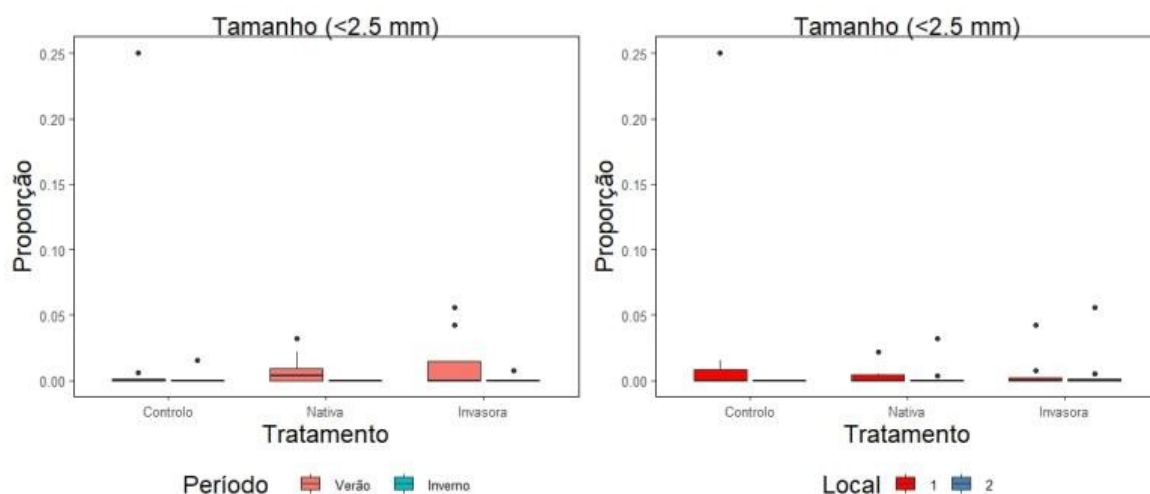


Figura 16. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados pertencentes à classe de tamanho < 2.5 mm associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

A proporção de organismos pertencentes à classe 2.5-5 mm mostrou variar ao longo dos diferentes tratamentos ($F = 4.176$, $p < 0.05$), na interação tratamento x local ($F = 4.772$, $p < 0.05$) e na interação tratamento x local x período do ano ($F = 8.680$, $p < 0.001$). Os maiores valores de organismos pertencentes a esta classe de tamanho estavam associados ao tratamento controlo, que apresentou valores significativamente maiores (Figura 17).

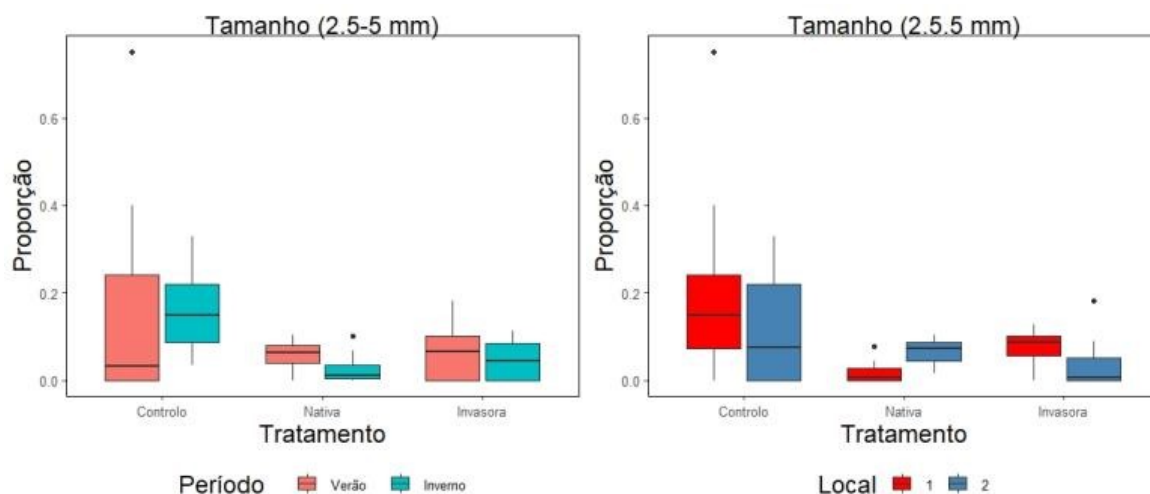


Figura 17. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados pertencentes à classe de tamanho de 2.5-5 mm associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

A proporção de macroinvertebrados pertencentes à classe de 5-10 mm mostrou ser diferente entre tratamentos ($t= 2.611$, $p< 0.05$) e entre os períodos do ano ($t= 4.145$, $p< 0.001$). Em concreto, o tratamento de planta nativa foi mais atrativo para organismos deste tamanho, sendo que a proporção destes neste tratamento foi significativamente maior do que nos outros tratamentos. A proporção destes organismos no inverno mostrou também ser significativamente superior à observada no verão (Figura 18).

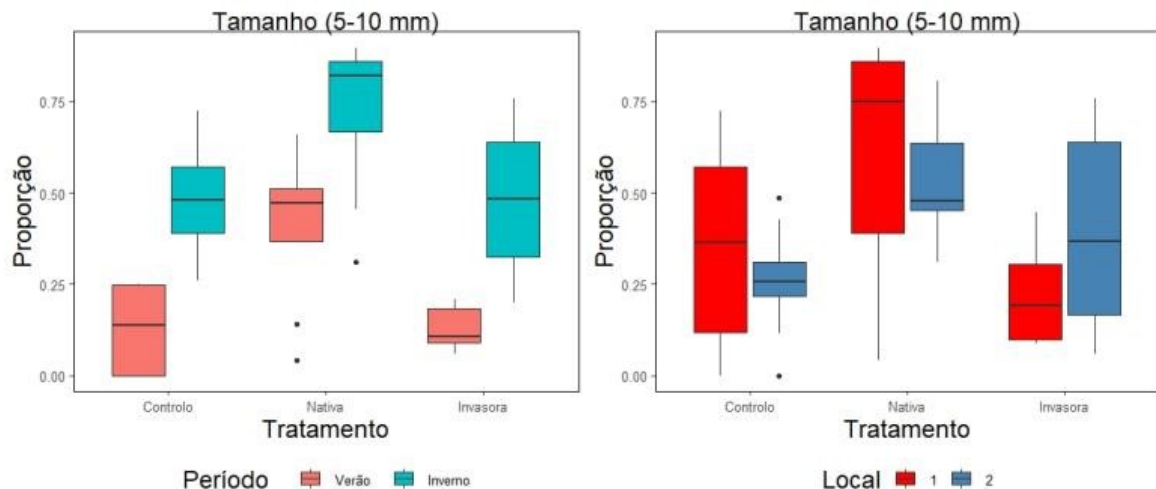


Figura 18. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados pertencentes à classe de tamanho de 5-10 mm associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

A proporção de organismos pertencentes à classe entre 10-20 mm mostrou variar na comparação entre tratamentos ($t= 3.431$, $p< 0.01$), na interação tratamento x período do ano ($t= -3.559$, $p< 0.01$) e na interação tratamento x local x período do ano ($t= -2.429$, $p< 0.05$). Os tratamentos de planta nativa e de planta invasora foram mais atrativos para estes organismos que o tratamento controlo, principalmente no verão. Estes organismos ocorreram mais no tratamento de planta invasora do que no tratamento de planta nativa em ambos os períodos do ano e locais. (Figura 19).

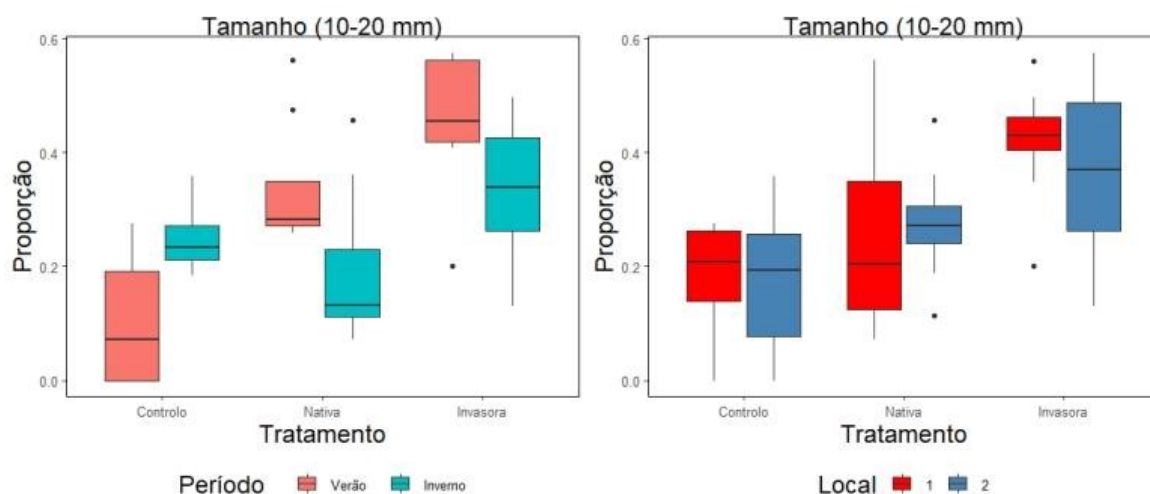


Figura 19. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados pertencentes à classe de tamanho de 10-20 mm associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

A proporção de organismos pertencentes à classe de 20-40 mm foi significativamente diferente entre os períodos do ano ($t = -2.513$, $p < 0.05$), com uma maior proporção de indivíduos observada no verão (Figura 20).

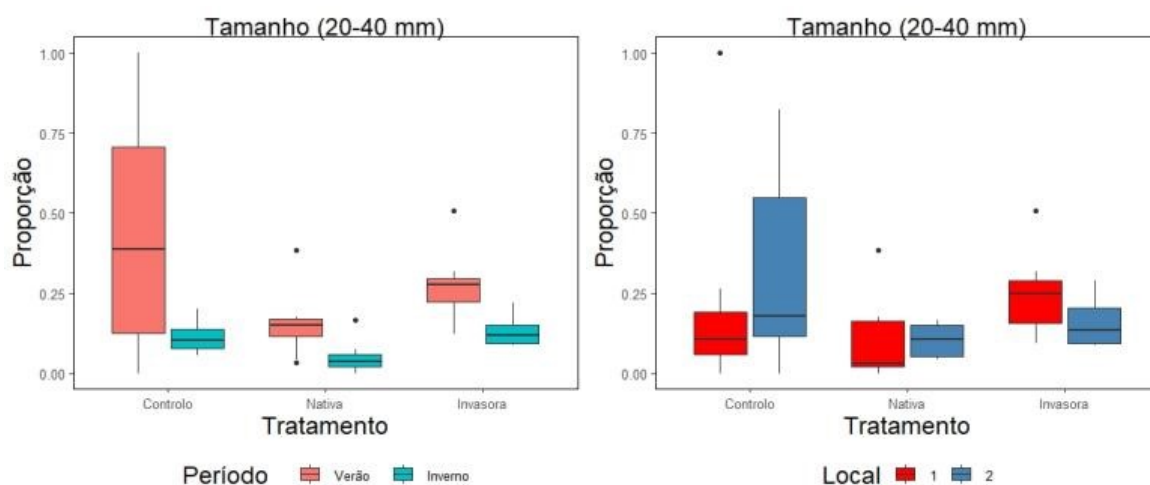


Figura 20. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados pertencentes à classe de tamanho de 20-40 mm associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Os organismos pertencentes à classe de 40-80 mm distribuíram-se de forma significativamente diferente entre os tratamentos ($F = 28.535$, $p < 0.001$) e entre os períodos do ano ($F = 33.706$, $p < 0.001$). A proporção de organismos associados ao controle foi significativamente diferente quando comparada aos outros dois tratamentos, com organismos deste tamanho raramente associados ao controle. O tratamento

com a planta invasora mostrou ser mais atrativo para organismos de maiores dimensões; no entanto, esta diferença não foi significativa. Estes organismos ocorreram mais no verão do que no inverno (Figura 21).

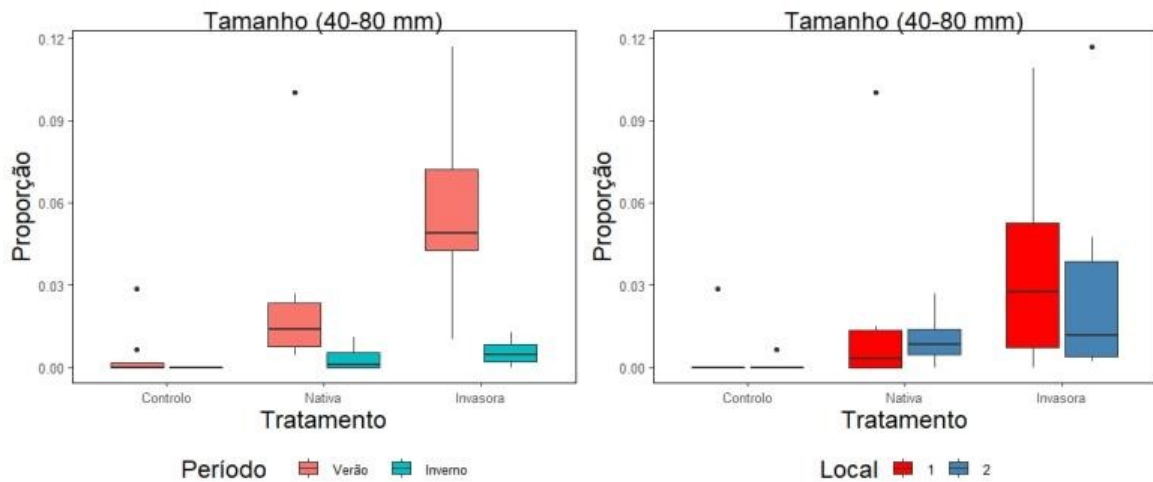


Figura 21. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados pertencentes à classe de tamanho de 40-80 mm associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Em relação à proporção de organismos pertencentes à classe de tamanho acima de 80 mm não foram observados organismos suficientes para que se pudesse fazer comparações.

3.4.2.2. Tipo de alimentação

Não foram encontrados macroinvertebrados absorvedores.

Em relação aos organismos *deposit feeders* a sua proporção foi significativamente diferente entre tratamentos ($t = -2.591$, $p < 0.05$), locais ($t = -3.171$, $p < 0.01$), na interação tratamento x local ($t = 2.542$, $p < 0.05$), na interação tratamento x período do ano ($t = 2.540$, $p < 0.05$) e na interação tratamento x local x período do ano ($t = -2.842$, $p < 0.01$). Uma maior proporção de *deposit feeders* foi observada associada ao tratamento controlo e tratamento de planta invasora no inverno, enquanto que no verão ocorreram mais no tratamento de planta nativa. Foi também observado uma maior proporção durante o inverno e para o local 1 (Figura 22).

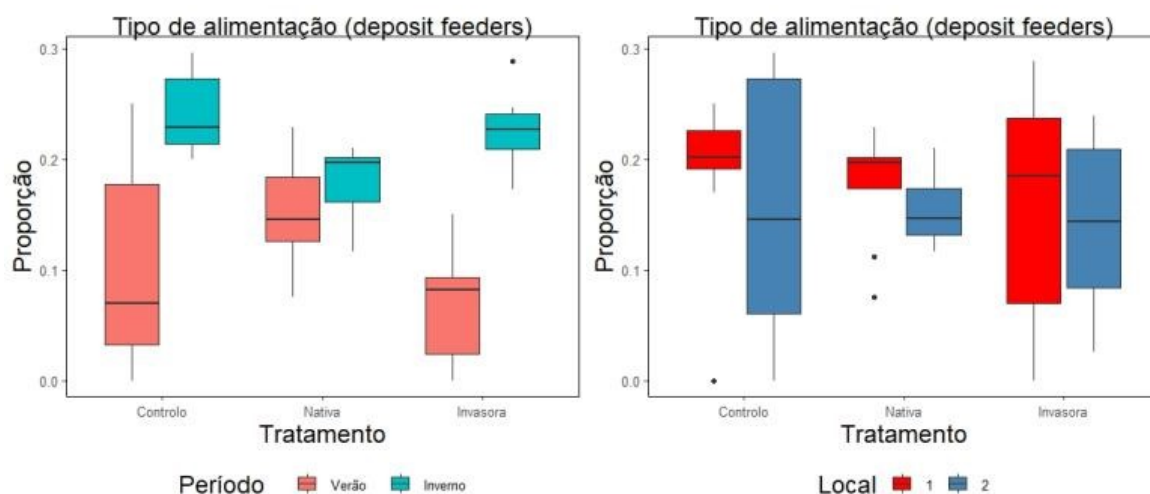


Figura 22. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que se alimentam por sedimentos associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Quanto à proporção de trituradores, diferenças significativas foram observadas na comparação entre os períodos do ano ($t= 2.291$, $p< 0.05$), com maior número de indivíduos no inverno do que no verão (Figura 23).

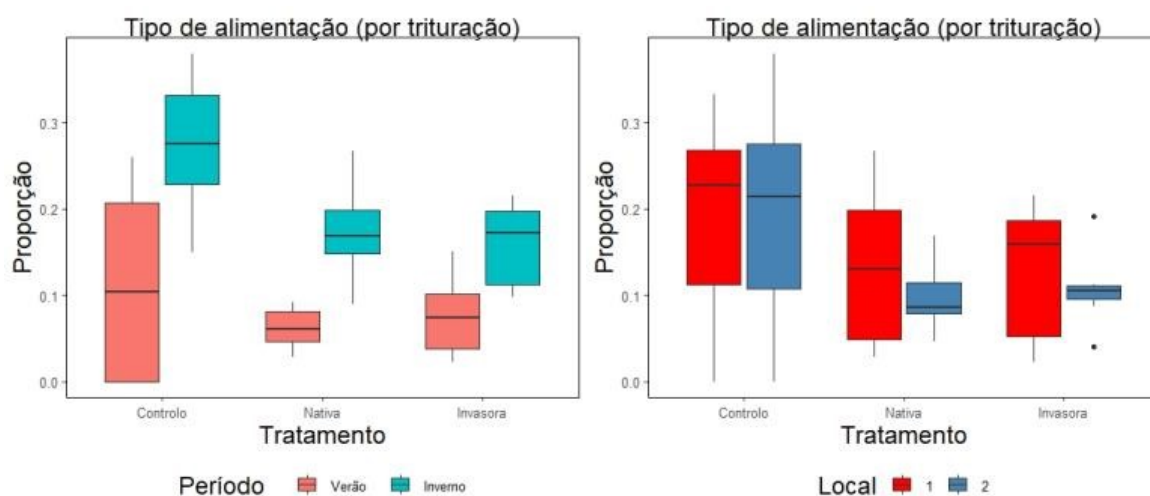


Figura 23. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que se alimentam por trituração associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

A proporção de organismos raspadores mostrou variar na comparação entre os tratamentos ($t= 2.966$, $p< 0.01$), períodos do ano ($t= 2.575$, $p< 0.01$) e na interação tratamento x local ($t= 2.333$, $p< 0.01$). O tratamento de planta nativa mostrou atrair uma maior proporção de raspadores quando comparado aos outros tratamentos, para além de que no geral o verão foi o período em que esses organismos ocorreram

com maior frequência (Figura 24).

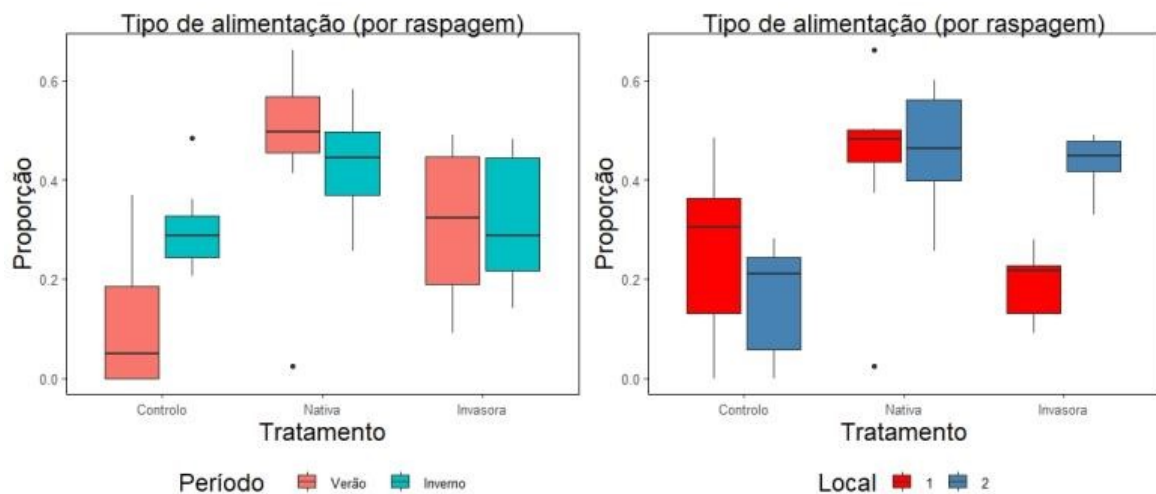


Figura 24. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que se alimentam por raspagem associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

A proporção de filtradores mostrou ser diferente na interação tratamento x período do ano ($F=5.990$, $p<0.01$). Uma maior proporção de filtradores foi observada associada ao tratamento controlo e tratamento de planta invasora no inverno, enquanto que no verão ocorreram mais no tratamento de planta nativa (Figura 25).

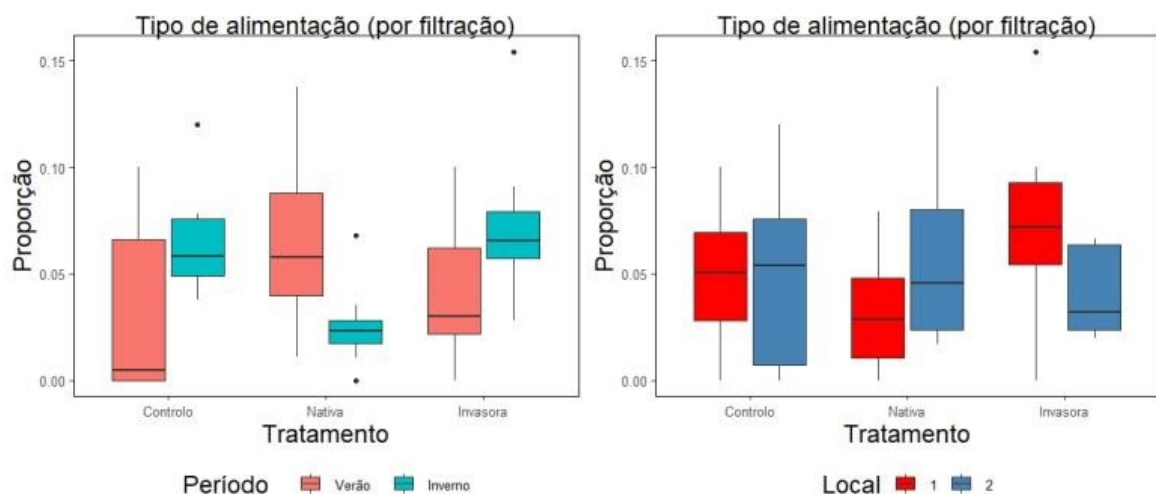


Figura 25. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que se alimentam por filtração associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

A proporção de perfuradores variou na comparação entre tratamentos ($t=-2.977$, $p<0.01$) e períodos do ano ($t=-2.646$, $p<0.05$). A maior proporção de perfuradores foi observada durante o período

do verão e para o tratamento controlo (Figura 26).

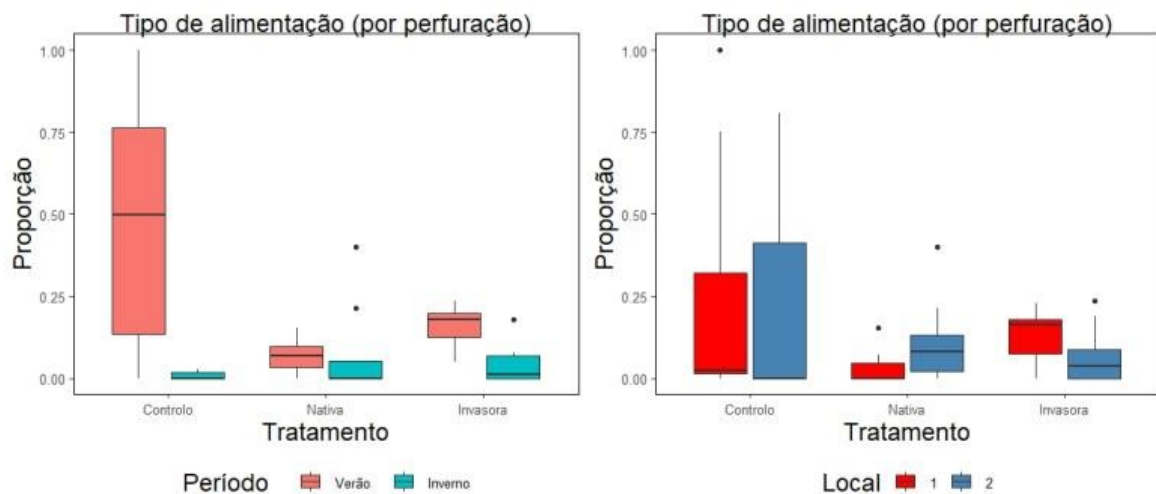


Figura 26. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que se alimentam por perfuração associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

A proporção de predadores variou na comparação entre tratamentos ($t= 3.307$, $p< 0.01$), sendo maior na planta invasora (Figura 27).

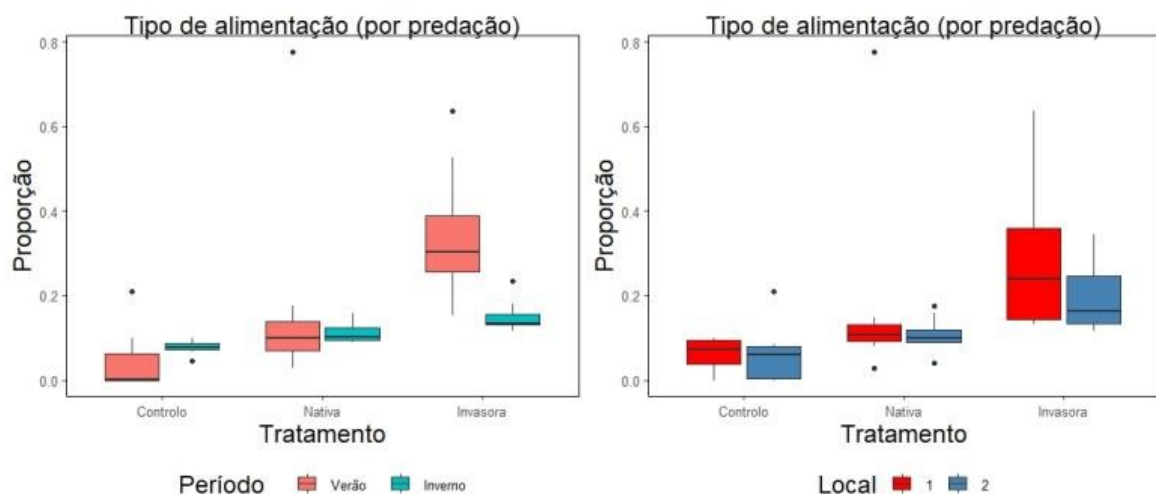


Figura 27. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que se alimentam por predação associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

A proporção de parasitas mostrou ser diferente para a interação local x período do ano ($t= 2.512$, $p< 0.05$). De uma forma geral uma maior proporção de parasitas foi observada associada ao tratamento controlo e tratamento de planta invasora, durante o inverno e para o local 1 (Figura 28).

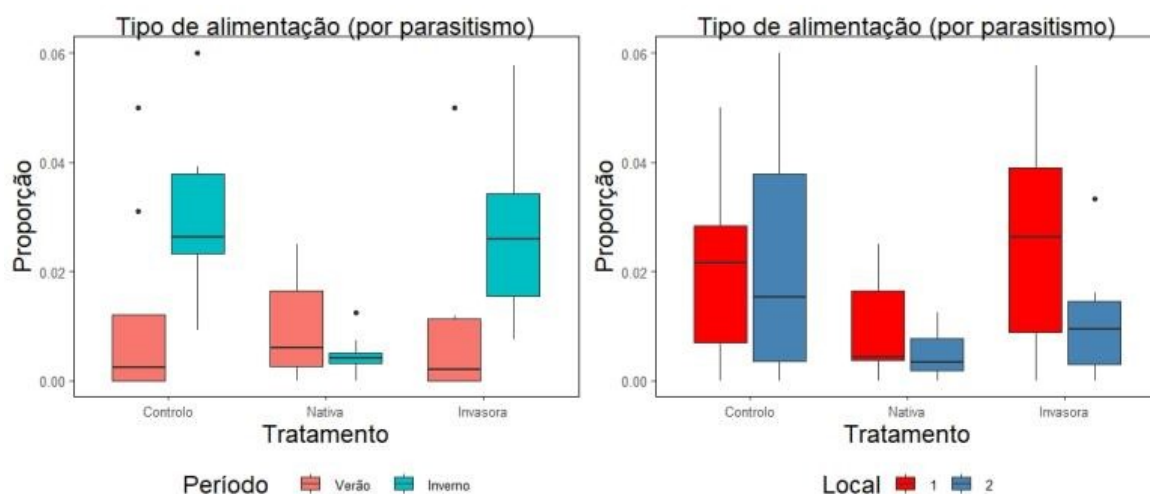


Figura 28. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que se alimentam por parasitismo associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

3.4.2.3. Microhabitats

Quanto aos macroinvertebrados característicos de habitats ricos em sedimentos grosseiros, observaram-se diferenças significativas na sua distribuição na comparação entre tratamentos ($t = -2.315$, $p < 0.05$). A planta invasora foi significativamente diferente dos outros tratamentos apresentando uma menor proporção destes organismos (Figura 29).

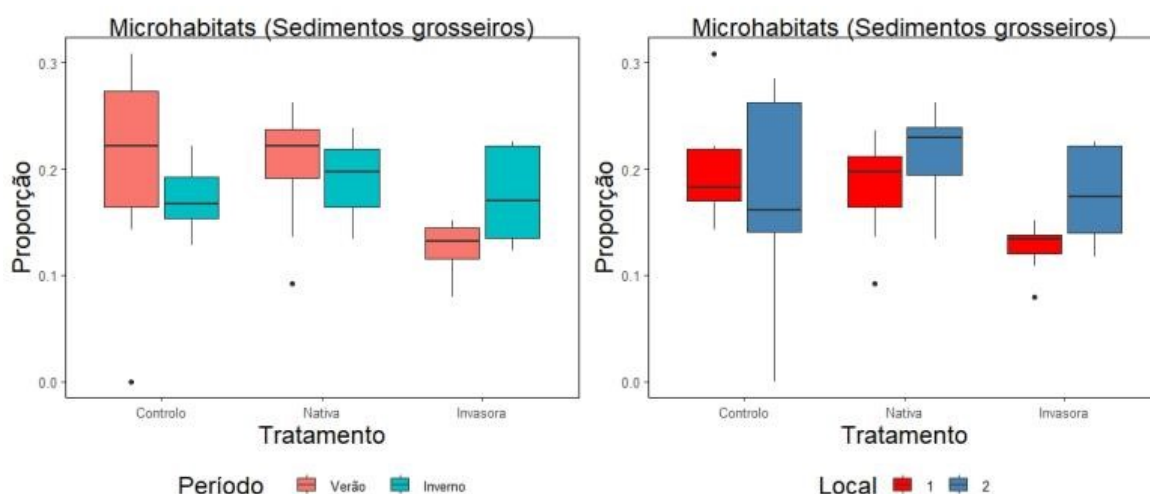


Figura 29. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que habitam em pedras e seixos, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Os organismos que vivem em cascalho apresentaram a mesma tendência que os organismos característicos de habitats com sedimentos mais grosseiros, com diferenças observadas na comparação

entre os tratamentos ($t = -2.228$, $p < 0.05$) e ocorrendo em menor proporção na planta invasora (Figura 30).

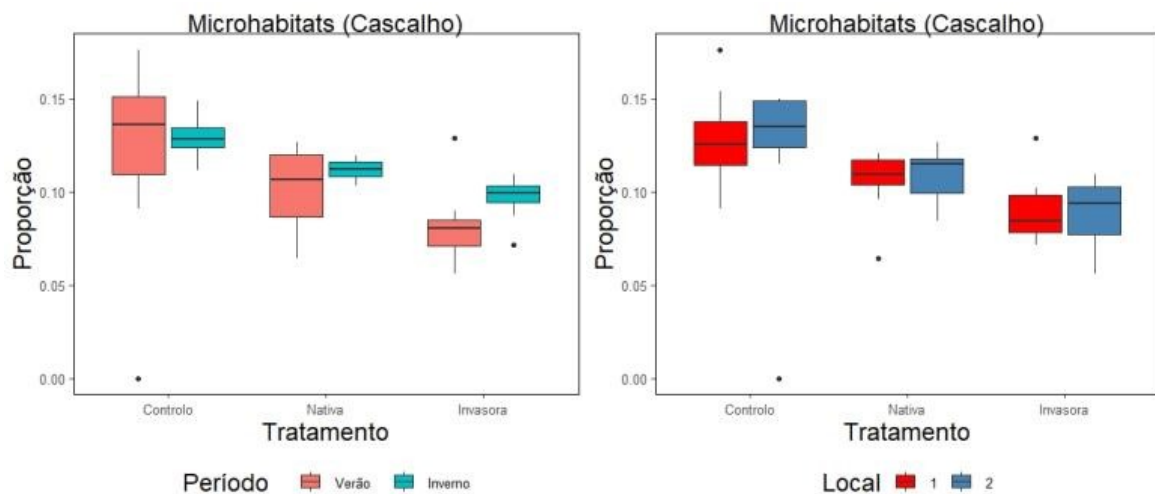


Figura 30. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que habitam em cascalho, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Em relação aos macroinvertebrados que habitam em areia observaram-se diferenças significativas na interação local x período do ano ($t = 2.114$, $p < 0.05$) havendo uma maior proporção destes organismos no inverno (Figura 31).

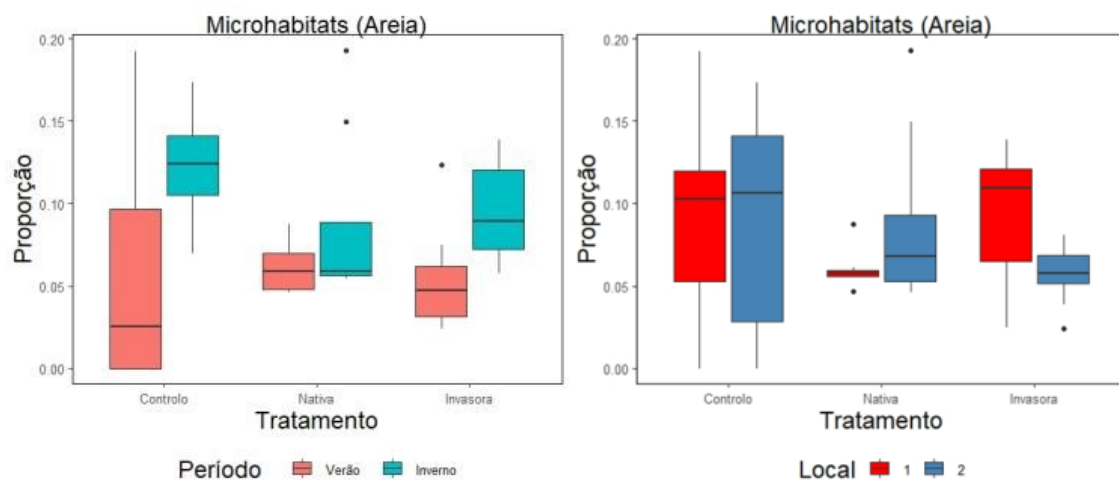


Figura 31. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que habitam em areia, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Não foram encontradas diferenças significativas em relação aos organismos que preferem habitats ricos em vasa (lama). No entanto, pela análise da Figura 32 estes parecem ocorrer em maior proporção no inverno e no local 1 e associados ao tratamento de planta invasora.

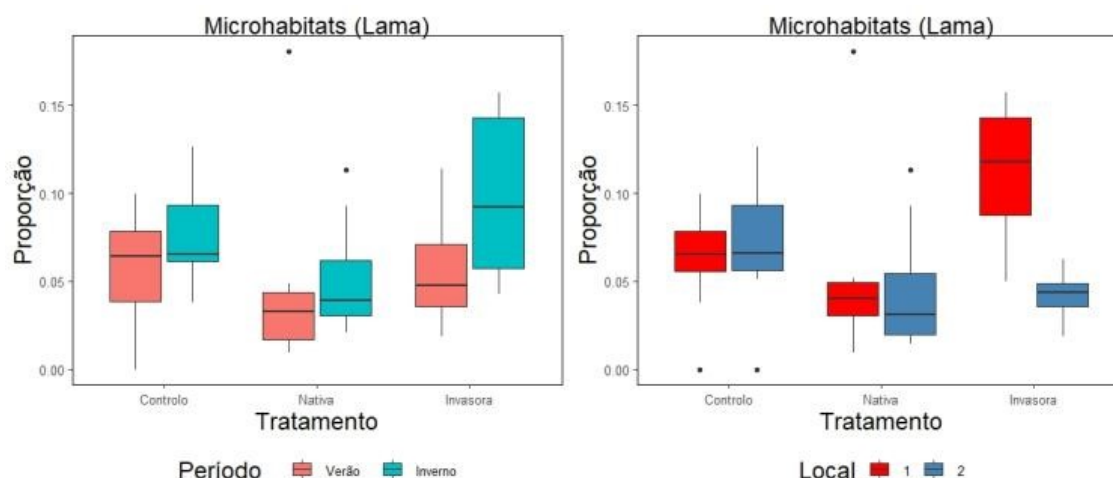


Figura 32. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que habitam em lama, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Observaram-se diferenças na distribuição dos organismos que vivem em vasa (lodo) entre os locais de amostragem ($t = -2.790$, $p < 0.01$), na interação local x período do ano ($t = 3.226$, $p < 0.01$) e na interação tratamento x local x período do ano ($t = -2.575$, $p < 0.05$). O local 1 apresentou uma maior proporção destes organismos que o local 2. Pela análise da Figura 33, os organismos que habitam em vasa parecem ocorrer em maior proporção no inverno e nos tratamentos controlo e planta invasora.

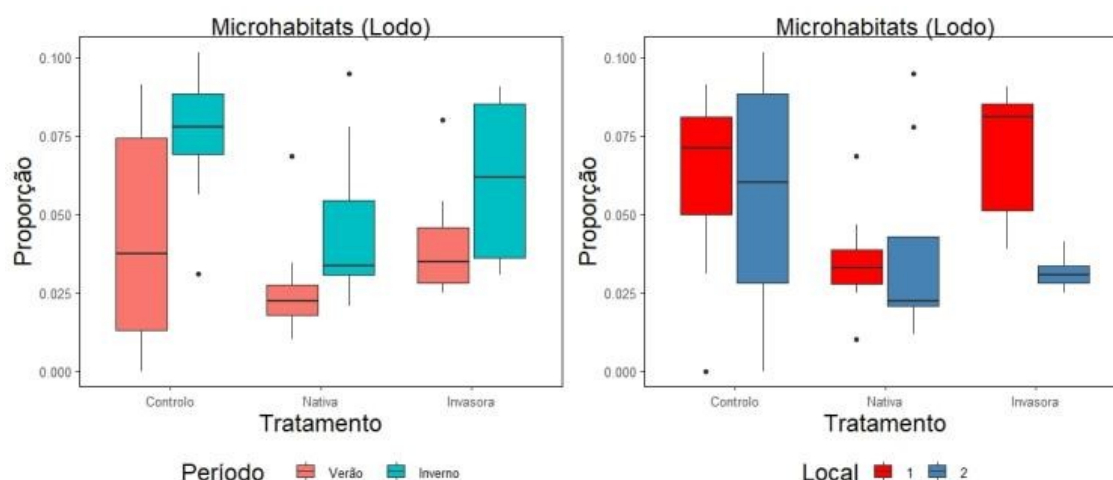


Figura 33. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que habitam em lodo, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Em relação aos organismos que vivem associados às macrófitas, só foram observadas diferenças significativas na interação tratamento x local ($t = 2.841$, $p < 0.01$) com estes organismos a demonstrarem preferência pela planta invasora como habitat e a ocorrem em maior proporção no verão (Figura 34).

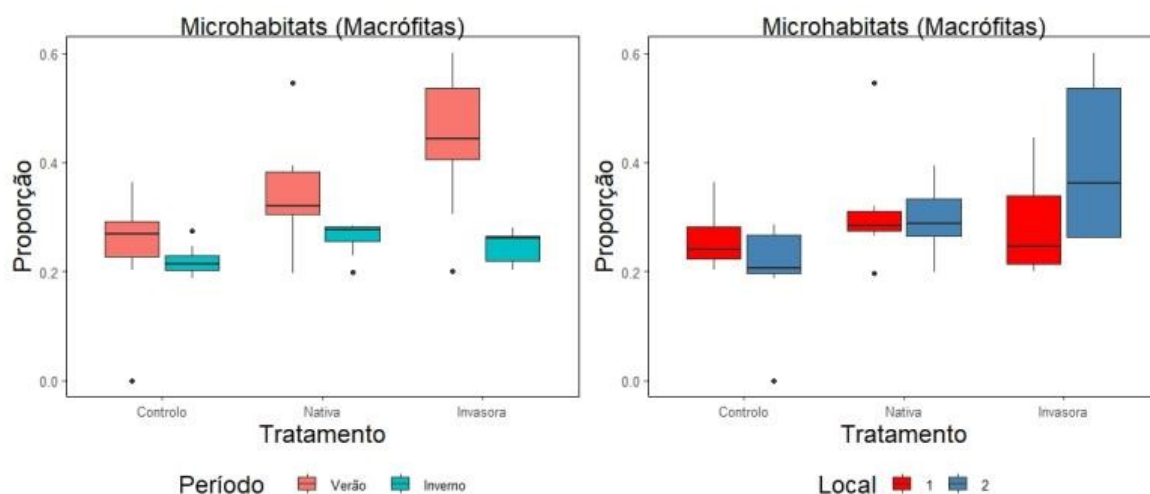


Figura 34. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que habitam em macrófitas, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Os organismos associados a áreas com micrófitas apresentaram diferenças na comparação entre os períodos do ano ($F= 6.210$, $p< 0.05$) e na interação tratamento x local x período do ano ($F= 5.599$, $p< 0.01$). Este tipo de fauna ocorreu em maior proporção no verão e na planta invasora (Figura 35).

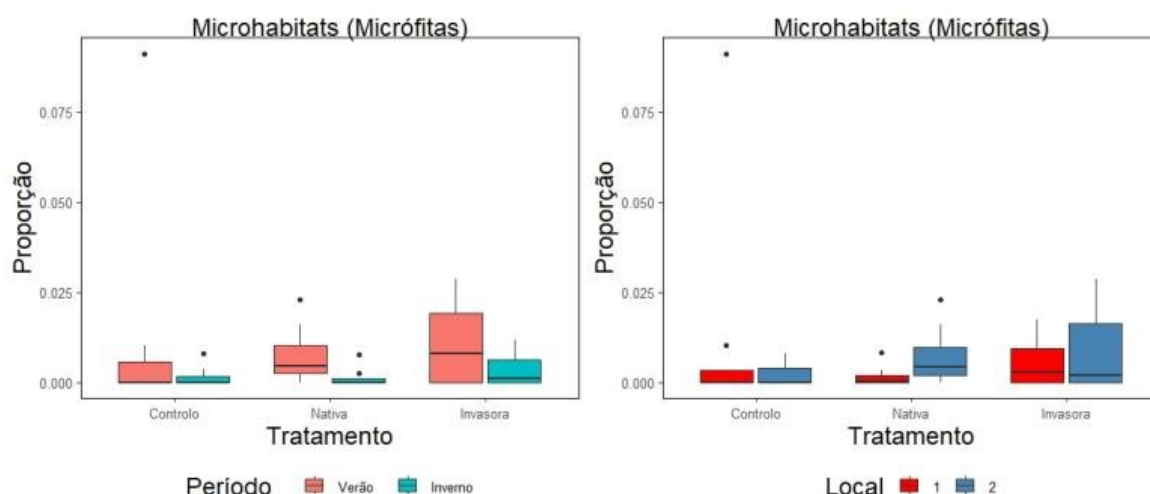


Figura 35. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que habitam em micrófitas, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

A fauna geralmente associada a galhos e raízes apresentou diferenças na comparação entre tratamentos ($F= 7.387$, $p< 0.01$), entre períodos do ano ($F= 18.757$, $p< 0.001$) e na interação tratamento x local x período do ano ($F= 5.906$, $p< 0.01$). Estes organismos mostraram ter uma preferência pela planta nativa, e ocorreram mais no inverno e no local 1 (Figura 36).

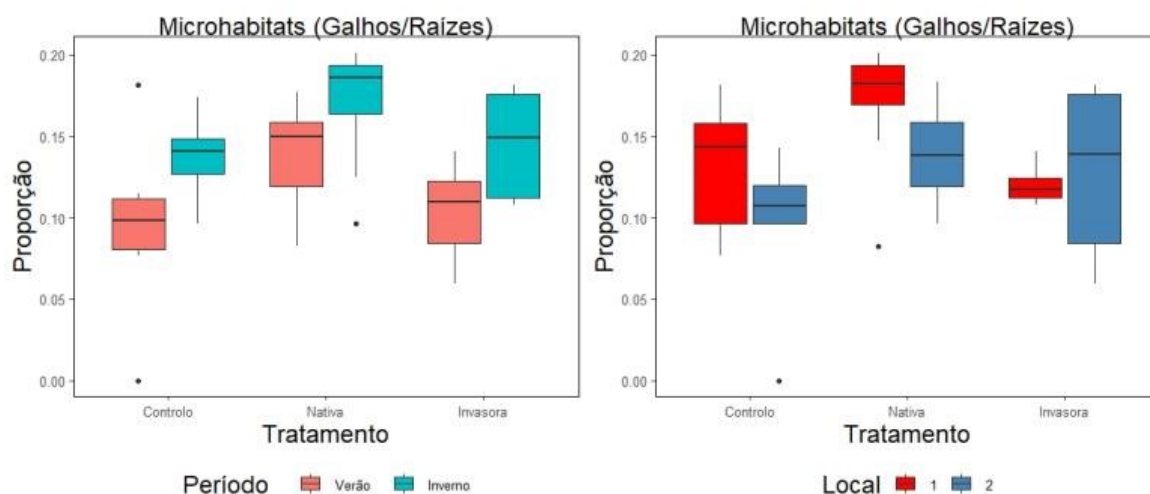


Figura 36. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que habitam em galhos e raízes, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Os organismos que preferem habitats ricos em detritos orgânicos demonstraram diferenças na comparação entre tratamentos ($t = 3.306$, $p < 0.01$), e na interação tratamento x local (valor $t = -2.187$, $p < 0.05$). De uma forma geral os tratamentos com planta nativa e invasora atraíram uma maior quantidade destes organismos, para além de ocorrerem com uma maior frequência no inverno e local 1 (Figura 37).

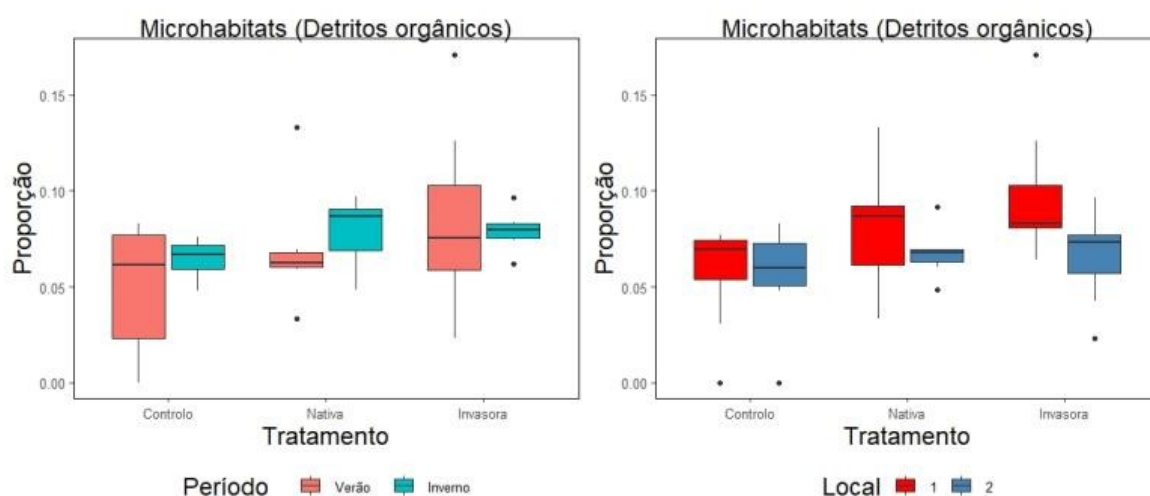


Figura 37. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados que habitam em detritos orgânicos, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

3.4.2.4. Ciclo de vida

Os organismos com um ciclo de vida mais curto (≤ 1 ano) apresentaram diferenças significativas na comparação entre tratamentos ($F = 6.236$, $p < 0.01$), períodos do ano (valor $F = 22.295$, $p < 0.001$) e na

interação tratamento x local ($F = 3.449$, $p < 0.05$). Estes organismos parecem ocorrer em maior proporção no tratamento de planta nativa e no inverno (Figura 38).

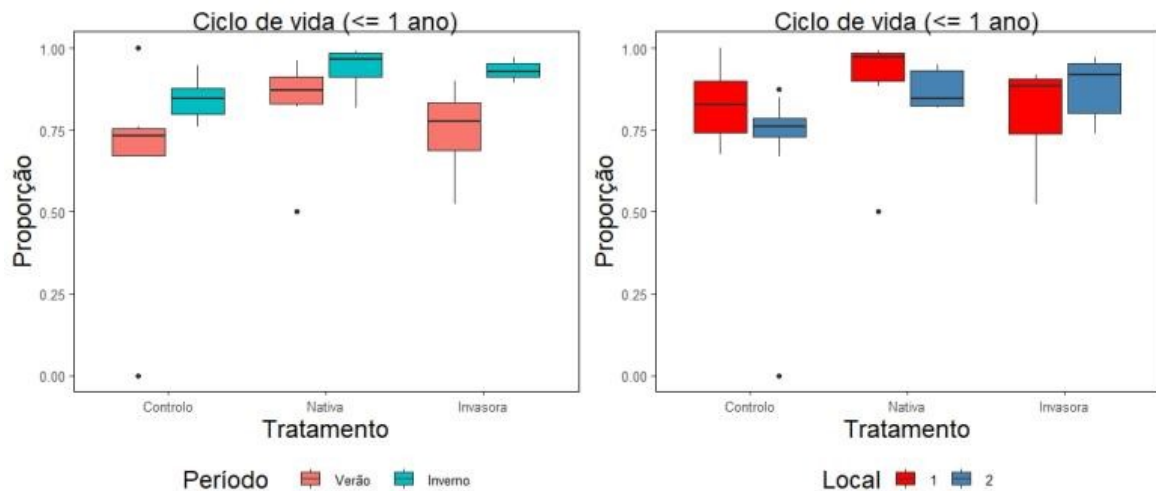


Figura 38. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados com ciclo de vida ≤ 1 ano, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Em relação aos organismos com ciclo de vida mais longo (> 1 ano) não foram encontradas diferenças significativas. No entanto, estes organismos parecem ocorrer em maior proporção quando associados ao tratamento controlo e com planta invasora, durante o verão (Figura 39).

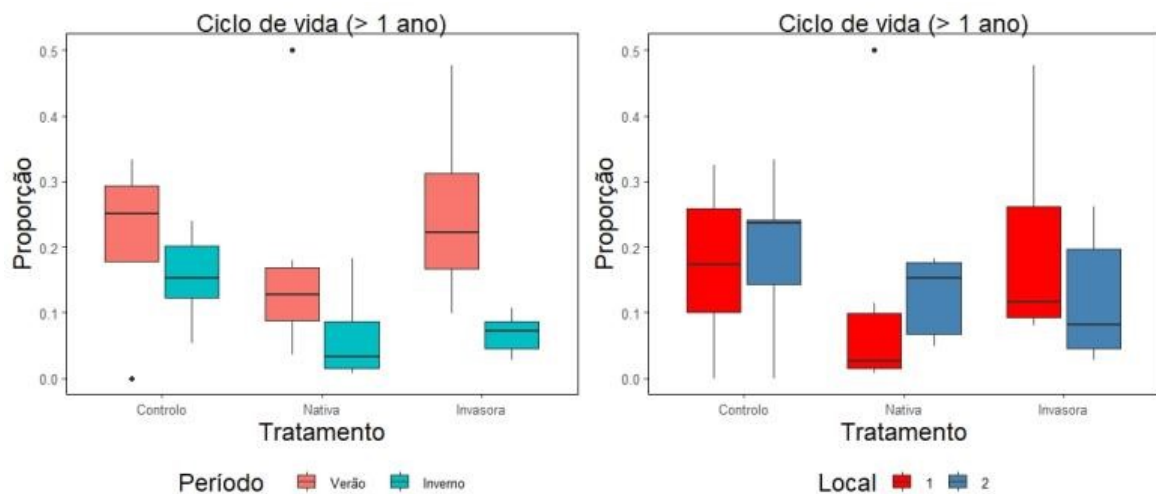


Figura 39. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados com ciclo de vida > 1 ano, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

3.4.2.5. Fluxo de água

Organismos que preferem habitats de águas paradas (fluxo nulo) apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos ($F = 10.516$, $p < 0.001$), na interação entre tratamento x período do ano

($F = 4.694$, $p < 0.05$), e na interação tratamento x local x período do ano ($F = 9.684$, $p < 0.001$). Estes organismos preferiram a planta invasora como habitat, principalmente no verão e no local 1 (Figura 40).

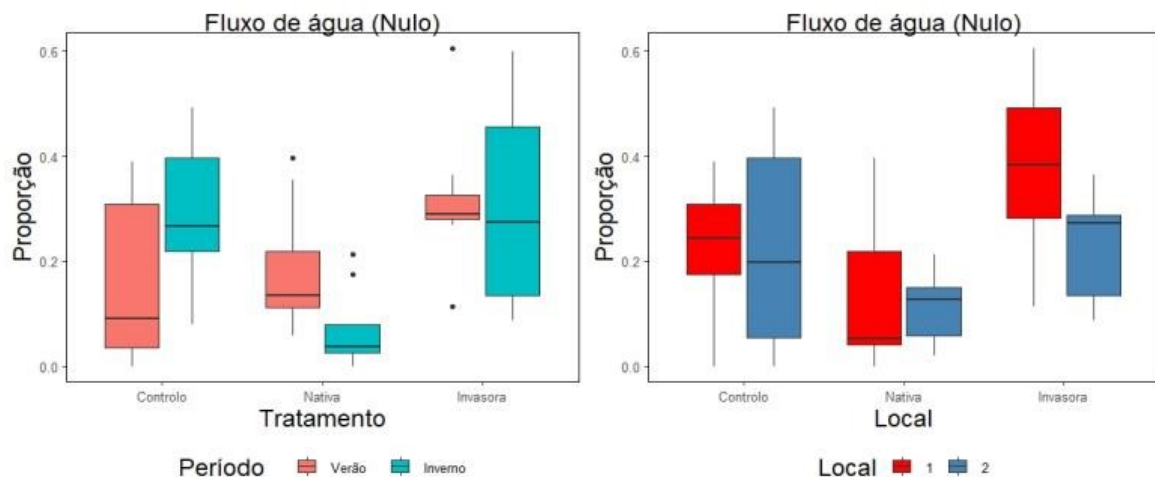


Figura 40. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados característicos de fluxo de água nulo, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Em relação aos organismos que preferem habitats de água lenta, observaram-se diferenças significativas na interação tratamento x período do ano ($F = 4.642$, $p < 0.05$) e na interação entre tratamento x local x período do ano ($F = 3.399$, $p < 0.05$). No geral, houve uma ligeira preferência destes organismos pelos tratamentos com planta invasora e nativa (Figura 41).

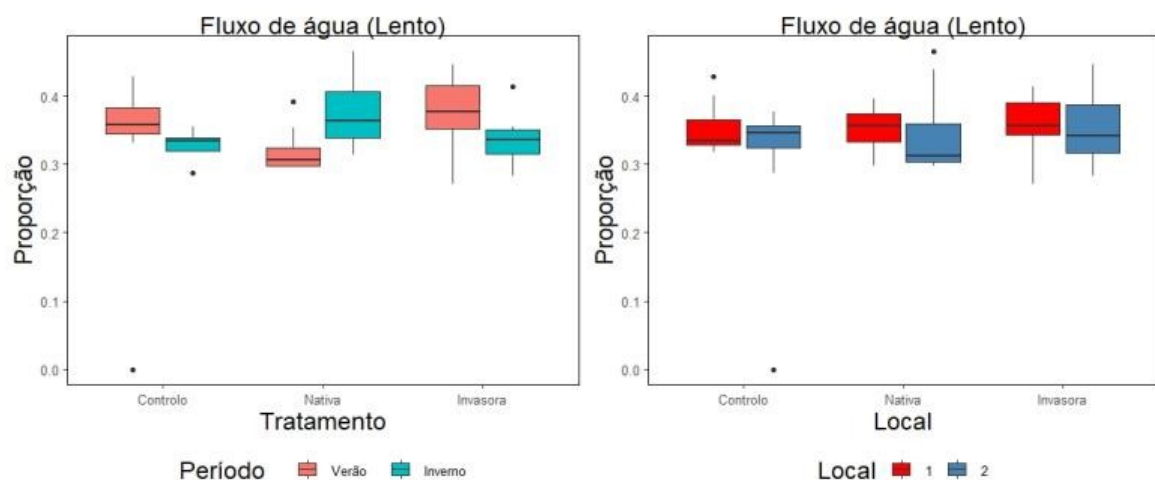


Figura 41. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados característicos de fluxo de água lento, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Os macroinvertebrados que preferem um fluxo de água moderado demonstraram diferenças significativas na interação tratamento x local x período do ano ($t = 2.621$, $p < 0.05$). Estes organismos parecem

pouco atraídos pela planta invasora demonstrando uma ligeira preferência pela planta nativa (Figura 42).

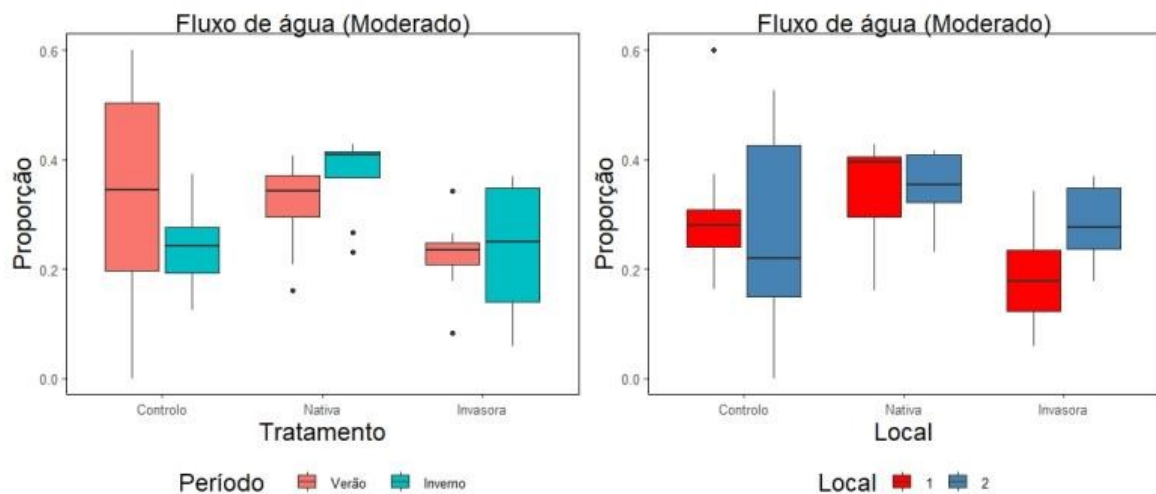


Figura 42. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados característicos de fluxo de água moderado, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

Quanto aos macroinvertebrados característicos de habitats lóticos, com corrente rápida, foram detetadas diferenças na comparação entre tratamentos ($t = 2.661$, $p < 0.05$), períodos do ano ($t = 3.278$, $p < 0.01$), na interação tratamento x período do ano ($t = -3.253$, $p < 0.01$) e na interação tratamento x local x período do ano ($t = 3.155$, $p < 0.01$). Estes organismos ocorreram em maior proporção na planta nativa e em maior proporção no inverno (Figura 43).

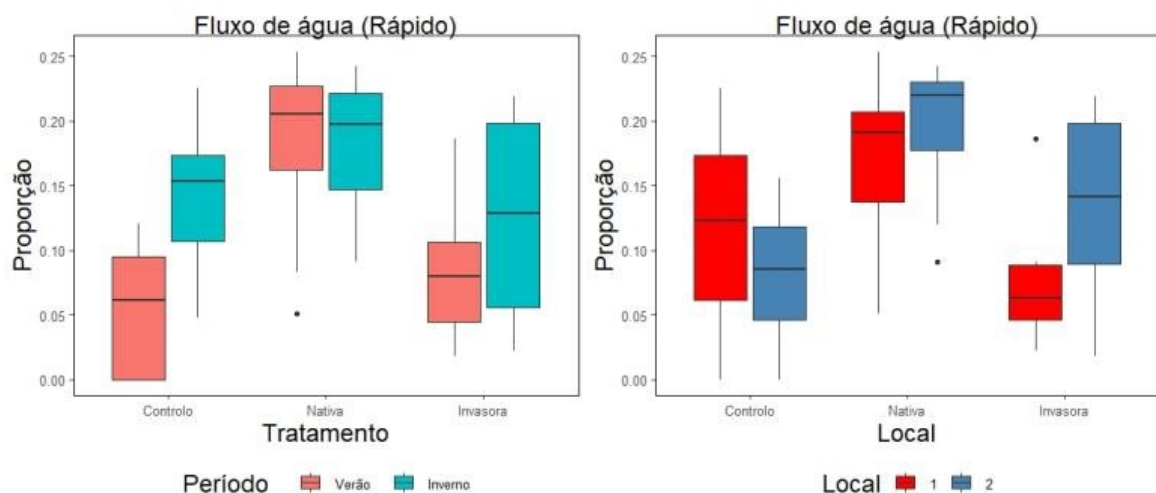


Figura 43. Diagrama de caixa da proporção de macroinvertebrados característicos de fluxo de água rápido, associada aos diferentes tratamentos ao longo dos diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 e local 2). Linhas centrais representam a mediana, caixas representam amplitude interquartil, “bigodes” representam limites mínimo e máximo, e pontos representam valores extremos.

4. Discussão

4.1. Complexidade estrutural das macrófitas

Ambas as espécies de macrófitas estudadas apresentaram valores de DA maiores do que valores de DP em ambas as escalas de observação. Logo, tanto para a planta inteira como para as partes da planta, a área das macrófitas apresentou maior complexidade do que o perímetro. Estes resultados coincidem com o estudo de McAbendroth et al. (2005) que observou maiores valores de DA do que DP para 14 espécies de macrófitas de água doce. Estes autores observaram que das 15 espécies estudadas apenas *Myriophyllum alterniflorum* apresentou um DP semelhante para a planta inteira e para partes da planta. Ou seja, esta espécie apresentou uma idêntica estrutura fractal para escalas de observação pequenas e grandes. À semelhança destes resultados, a espécie nativa *M. verticillatum* estudada, que é congénere da espécie estudada por McAbendroth et al. (2005), apresentou um DP similar em ambas as escalas de observação usadas. De facto, estas espécies apresentam uma morfologia semelhante, dificultando até a identificação das mesmas. Não foram encontrados estudos sobre a morfologia ou complexidade estrutural da espécie nativa *M. verticillatum*. Existem, no entanto, vários estudos sobre a complexidade estrutural de outras espécies do género *Myriophyllum* (McAbendroth et al., 2005; Hansen et al., 2011; Dibble e Thomaz, 2009; Chaplin e Valentine, 2009; Warfe et al., 2008; Xie et al., 2006). A maior parte destes estudos avaliaram a complexidade estrutural e a dimensão fractal de *M. spicatum*, que é uma espécie congénere e com morfologia semelhante a *M. verticillatum*. Todos os autores anteriormente citados concluíram, à semelhança deste estudo, que as espécies pertencentes ao género *Myriophyllum* apresentavam uma estrutura mais complexa que as outras macrófitas estudadas, uma vez que as espécies deste género apresentam folhas muito dissecadas, uma maior área de superfície e complexidade estrutural (Hansen et al., 2001), bem como apresentam muitos ramos e com folhas muito finas (Xie et al., 2006). Alguns estudos anteriores (Dibble e Thomaz, 2009; Chaplin e Valentine, 2009; Warfe et al., 2008), que calcularam D de várias espécies de macrófitas, observaram uma maior D na espécie *M. spicatum*. Para além disso, Warfe et al. (2008) também desenvolveram um índice para calcular os espaços intersticiais (ISI) e estes autores observaram que espécies de *Myriophyllum* apresentavam valores maiores que as outras macrófitas em estudo, logo concluíram que espécies deste género apresentavam também muitos espaços intersticiais pequenos.

Ferreiro e colegas calcularam a complexidade estrutural, através da dimensão fractal, de várias espécies de macrófitas na América do Sul, incluindo a macrófita *E. densa* (Ferreiro et al., 2011; Ferreiro et al., 2013; Ferreiro et al., 2014). Os valores de D obtidos para *E. densa* no presente estudo são idênticos aos obtidos por Ferreiro et al. (2011). A semelhança nos resultados obtidos poderá justificar-se pelo facto de ambos calcularem a dimensão fractal baseada no perímetro da planta a escalas semelhantes. Ferreiro et al.

(2011) calculou DP com ampliação de 2x e 7x e neste estudo DP foi calculado a ampliação 1.5x e 8x. Além disso, Ferreira et al. (2011) também calculou DA e obteve, tal como McAbendroth et al. (2005) e este estudo, maiores valores de DA do que DP. No entanto, McAbendroth et al. (2005) concluiu que isto significava que a área da planta era mais complexa que o perímetro. Uma vez que o método *box counting* usado tanto por McAbendroth et al. (2005) como por Ferreira et al. (2011) é bastante sensível ao número de quadrados ocupados pela planta na grelha de escala mais pequena (Halley et al., 2004), Ferreira et al. (2011) decidiu comparar a relação dos valores de DA e DP com o número de quadrados ocupados na grelha de escala mais pequena. Ferreira et al. (2011) observou que usar mais ou menos planta no cálculo de DA fazia variar bastante o número de quadrados ocupados na grelha de escala mais pequena e isto não acontecia no cálculo de DP. Assim sendo, estes autores decidiram usar apenas DP nas suas análises de forma a reduzir o efeito da quantidade de planta fotografada na dimensão fractal. Esta metodologia usada por Ferreira et al. (2011) foi adotada neste estudo e foram obtidos resultados idênticos, com o número de quadrados ocupados na grelha de escala mais pequena a variar bastante no cálculo de DA, mas não no cálculo de DP.

De uma forma geral, a macrófita nativa *M. verticillatum* apresentou uma complexidade estrutural superior à macrófita invasora *E. densa* quando a complexidade estrutural foi medida pela dimensão fractal de perímetro. A macrófita *E. densa* apresentou uma maior complexidade estrutural quando esta foi medida pela dimensão fractal de área. No entanto, este último resultado foi tido em pouca consideração pois mostrou ser bastante dependente da quantidade de planta fotografada.

4.2. Relação entre a complexidade estrutural das macrófitas e o sedimento

Macrófitas submersas podem ser consideradas engenheiras do ecossistema pela sua capacidade de alterar a dinâmica de sedimentação e turbidez da água em ecossistemas de água doce (Yarrow et al., 2009). Estas diminuem a velocidade do fluxo de água e aumentam a sedimentação (Yarrow et al., 2009.). A análise granulométrica do sedimento demonstrou isto claramente, uma vez que, tanto o tratamento de planta nativa como o tratamento de planta invasora apresentaram uma maior percentagem de sedimento fino do que o tratamento controlo. No entanto, o tratamento de planta invasora *E. densa* apresentou bastante mais sedimento fino (areia e vasa) que o tratamento de planta nativa. De facto, Yarrow et al. (2009) salientaram que *E. densa* deve ser classificada como espécie engenheira de ecossistemas pela sua grande capacidade de aumentar a sedimentação. Este efeito que as macrófitas têm na sedimentação está associado às próprias estruturas das plantas, uma vez que são estas as responsáveis pela desaceleração do fluxo de água aumentando a deposição de sedimentos finos. Logo, as macrófitas são engenheiras do ecossistema autogénicas porque são as próprias estruturas que alteram o ambiente. Sendo assim, a diferente complexidade estrutural das duas espécies de macrófitas pode explicar a diferente granulometria do

sedimento encontrado no tratamento de planta nativa e no tratamento de planta invasora. Na verdade, Wolters et al. (2018) observaram uma relação negativa entre a complexidade estrutural das macrófitas que estudaram e a velocidade da corrente, com as macrófitas mais complexas a apresentar a maior atenuação da velocidade da corrente.

Egeria densa apresentou uma DA maior que *M. verticillatum*, logo DA parece ser o melhor indicador da capacidade das macrófitas em diminuir a velocidade da corrente aumentando a deposição de sedimentos finos. Na verdade, DA dá uma percepção da ocupação do espaço por parte das plantas. Por isso, um DA maior significa uma maior ocupação do espaço, servindo como barreira ao fluxo de água causando, em teoria, maior sedimentação. Outro motivo que poderá influenciar a capacidade de diminuir a velocidade do fluxo de água é a rigidez das macrófitas, sendo que macrófitas mais rijas podem impor uma barreira mais resistente ao fluxo de água (Morin et al., 2000). No entanto, esta característica não foi medida neste estudo pelo que usar este atributo das plantas como explicação para uma corrente mais lenta e maior sedimentação é apenas especulativo. No entanto, estudos futuros deveriam avaliar esta característica.

O tratamento de planta invasora também apresentou uma maior concentração de matéria orgânica que os outros tratamentos. Vários estudos (e.g. Sousa et al., 2006; Sousa et al., 2007) verificaram uma correlação positiva significativa entre o sedimento mais fino (silte e argila) e a quantidade de matéria orgânica contida nos sedimentos. Uma vez que o tratamento com *E. densa* é aquele que apresenta maior quantidade de sedimentos finos é também de esperar que contenha uma maior quantidade de matéria orgânica presente no sedimento.

4.3. Composição taxonómica

A riqueza de espécies ao nível local está associada à hipótese da heterogeneidade do habitat (MacArthur e MacArthur, 1961) que afirma que habitats estruturalmente mais complexos apresentam mais nichos e uma maior variedade de recursos possibilitando a manutenção de mais espécies (Bazzaz, 1975). Na verdade, vários estudos demonstraram que habitats mais complexos suportam uma maior densidade, biomassa e diversidade de organismos do que habitats mais simples, influenciando interações bióticas e a distribuição de tamanhos dos organismos (Stewart et al., 2003; McAbendroth et al., 2005). A abundância e a diversidade de macroinvertebrados de água doce são geralmente superiores no interior das manchas de macrófitas em comparação com as zonas sem vegetação (Thomaz et al., 2008; Hansen et., 2011). Isto confirmou-se neste estudo uma vez que tanto o tratamento com planta nativa como o tratamento com planta invasora apresentaram uma maior abundância e riqueza de macroinvertebrados do que o tratamento controlo onde não existiam plantas.

Segundo a hipótese de heterogeneidade de habitat, macrófitas estruturalmente mais complexas

suportam uma maior riqueza de macroinvertebrados porque apresentam mais nichos. De facto, vários autores comprovaram que espécies de macrófitas mais complexas apresentavam comunidades de macroinvertebrados mais diversas (Jeffries, 1993; Thomaz et al., 2008). No entanto, alguns estudos não conseguiram encontrar uma relação significativa entre a complexidade das macrófitas e a riqueza de macroinvertebrados (McAbendroth et al., 2005; Ferreira et al., 2011). À semelhança destes últimos autores, não foram encontradas neste estudo diferenças significativas na riqueza de macroinvertebrados associadas às macrófitas de diferente complexidade estrutural (diferentes valores de dimensão fractal). Ainda assim, no verão e no local 2 foi observada uma maior riqueza de macroinvertebrados na planta nativa (mais complexa), seguido da planta invasora (menos complexa) e controlo (sem planta). Apesar das diferenças não terem sido significativas esta tendência pode indicar que de facto a complexidade das macrófitas aumenta a riqueza de macroinvertebrados.

Em relação à abundância de macroinvertebrados, a relação desta com a complexidade estrutural das macrófitas pode ser explicada por várias hipóteses. A hipótese dos microhabitats sugere que macrófitas mais complexas apresentam mais espaço disponível para macroinvertebrados de pequenas dimensões aumentando o número total de organismos presentes (Morse et al., 1985). Segundo a hipótese do refúgio, macrófitas mais complexas são um melhor refúgio para macroinvertebrados pois afetam negativamente a eficiência predatória dos peixes que se alimentam destes (Warfe e Barmuta, 2004) ou então, são um melhor refúgio face a stressores físicos como o distúrbio hidrológico causado pela corrente (Gregg e Rose, 1982). Por fim, a hipótese da disponibilidade do alimento, sugere que macrófitas mais complexas aumentam a disponibilidade de alimento para os macroinvertebrados favorecendo a acumulação de detritos orgânicos e algas epifíticas levando a um aumento de macroinvertebrados herbívoros e detritívoros (Warfe e Barmuta, 2006). Na verdade, todas estas hipóteses podem ocorrer simultaneamente e sinergicamente tornando difícil distinguir quais os mecanismos que fazem com que a complexidade das macrófitas afete a abundância de macroinvertebrados (Dibble e Thomaz, 2009).

Vários estudos observaram uma maior abundância de macroinvertebrados em macrófitas estruturalmente mais complexas (e.g. McAbendroth et al., 2005; Warfe et al., 2008; Ferreira et al., 2011; Hansen et al., 2011; Ferreira et al., 2013). Por exemplo, McAbendroth et al. (2005) observou que os maiores valores de DP das macrófitas estavam associados a abundâncias maiores de organismos pequenos, suportando a hipótese dos microhabitats. Ferreira et al. (2011) também observou maiores abundâncias de macroinvertebrados pequenos nas macrófitas com maior DP a ampliação 7x. Este autor testou também a hipótese da disponibilidade de alimento e observou que a biomassa de macroinvertebrados estava associada com a biomassa epifítica; no entanto, não observou uma relação significativa entre DP e a biomassa epifítica, contrariando esta hipótese. Contudo, Ferreira et al. (2013) conseguiu de facto observar um efeito positivo da

complexidade estrutural das macrófitas na quantidade de *periphyton*, acompanhado de uma maior abundância de macroinvertebrados em macrófitas mais complexas. Hansen et al. (2011) também observou um aumento da abundância de macroinvertebrados associada a um aumento da biomassa epifítica. Além disso, estes últimos autores estudaram em mesocosmos a preferência de habitat do artrópode *Gammarus oceanicus* concluindo que esta espécie selecionava ativamente macrófitas mais complexas na ausência de predadores e de biomassa epifítica. Este resultado evidencia que a complexidade estrutural das macrófitas por si só é capaz de atrair algumas espécies de macroinvertebrados que simplesmente preferem habitats mais complexos. Warfe et al. (2008) para além de observar uma maior abundância de macroinvertebrados associada a macrófitas mais complexas (maior dimensão fractal), também observou através de um índice de espaços intersticiais que as macrófitas com maior dimensão fractal apresentavam espaços intersticiais mais pequenos. Assim desenvolveu um índice em que dividiu a média do espaço intersticial (SP) pela média do tamanho de predadores (PR) e observou que SP/PR estava altamente correlacionado com a abundância de macroinvertebrados significando que estes não só respondem à complexidade estrutural das macrófitas como ao espaço de refúgio entre as partes da planta, suportando a hipótese do refúgio.

A abundância geral de macroinvertebrados não foi significativamente diferente na comparação entre as macrófitas em estudo. No entanto, os valores mais altos de abundância foram observados na macrófita nativa (mais complexa), seguido da macrófita invasora (menos complexa). Esta tendência observou-se em ambos os períodos do ano e nos dois locais. Além disso, a regressão linear da relação entre a área das manchas das macrófitas e abundância de macroinvertebrados mostrou claramente que os macroinvertebrados eram mais abundantes na macrófita nativa. Estes resultados concordam com os estudos referidos anteriormente, com a maior abundância de macroinvertebrados a ser observada na macrófita mais complexa (e.g. McAbendroth et al., 2005; Ferreira et al., 2011). No entanto, uma vez que não foi medida a biomassa epifítica associada às macrófitas, a eficiência predatória dos peixes, nem avaliada a possível seleção ativa dos organismos, torna-se difícil entender qual a hipótese que melhor explica as diferenças de abundância observadas nas 2 macrófitas em estudo. Apesar disso, a avaliação funcional das comunidades indicando quais os tamanhos, tipos de alimentação, preferência de fluxo, microhabitats e ciclos de vida mais comuns associados a cada macrófita poderá ajudar a inferir quais as hipóteses que melhor explicam as diferenças observadas.

4.4. Composição funcional

A maioria dos estudos que tentam avaliar o efeito da complexidade estrutural de macrófitas em comunidades de macroinvertebrados numa perspetiva funcional focam-se apenas em classificar as espécies em grupos funcionais (por exemplo, quanto ao seu tamanho e ao tipo de alimentação) (e.g. McAbendroth et

al., 2005; Wolters et al., 2018). Praticamente só os estudos que se focaram em ecossistemas aquáticos costeiros (e.g. mangais, estuários e baías costeiras) utilizaram FRAO como medida de diversidade funcional (e.g. Dolbeth et al., 2013; Leung, 2015; Wong e Dowd, 2015). Leung (2015) amostrou macrobentos associados a habitats de diferente nível de heterogeneidade num ecossistema de mangal e concluiu que a diversidade funcional FRAO geralmente diminuía com o aumento da heterogeneidade. Segundo este autor a elevada heterogeneidade na estrutura dos mangais poderia funcionar como um filtro ambiental selecionando apenas alguns *traits*, aumentando a convergência de *traits* e diminuindo a diversidade funcional. Dolbeth et al. (2013) estudaram a recuperação de um estuário ao longo do tempo e concluíram que a diversidade funcional FRAO das comunidades de macrobentos aumentou com a recuperação e aumento das algas marinhas no sistema, ou seja, com o aumento da heterogeneidade. Por outro lado, Wong e Dowd (2015) estudaram a variação da diversidade funcional FRAO de comunidades de macrobentos ao longo de um gradiente de heterogeneidade de algas marinhas (área sem algas marinhas, limite de manchas de algas marinhas e no interior das manchas) numa baía costeira observando um ligeiro aumento de FRAO ao longo do gradiente mencionado.

Em relação a ecossistemas de água doce, os estudos sobre heterogeneidade de habitat e diversidade funcional de comunidades de macroinvertebrados focaram-se em canais de irrigação (e.g. Verdonschot et al., 2012), lagos (e.g. Heino, 2008) e rios (e.g. Ilarri et al., 2018; Wolters et al., 2018). O estudo desenvolvido por Ilarri et al. (2018) parece ser o único que junta a diversidade funcional de FRAO de comunidades de macroinvertebrados de água doce com a heterogeneidade de habitat. No entanto, este estudo focou-se em comunidades de macroinvertebrados associadas a tratamentos com conchas de bivalves de diferentes níveis de heterogeneidade, não tendo observado uma relação entre FRAO e a heterogeneidade. Heino (2008) dividiu as espécies de macroinvertebrados de um lago em grupos funcionais baseados no modo de alimentação e movimentação destes, e calculou a diversidade funcional das comunidades através do índice de diversidade de Shannon baseado nesses grupos funcionais, tendo observado uma relação positiva entre a cobertura de macrófitas do lago e a diversidade funcional. Verdonschot et al. (2012) também dividiu as espécies de macroinvertebrados em grupos funcionais baseados no modo de alimentação e na movimentação, mas não calculou um índice de diversidade funcional focando-se apenas na composição das comunidades nos diferentes grupos funcionais. Estas comunidades estavam associadas a imitações de plástico de macrófitas com diferente DP e estes autores observaram que a composição funcional não estava relacionada com DP. Já Wolters et al. (2018) adotaram uma metodologia de certa forma entre as descritas por Verdonschot et al. (2012) e Heino (2008), mas num ecossistema de rio. Estes autores também mediram DP, mas de macrófitas naturais, e calcularam a diversidade funcional das comunidades de macroinvertebrados da mesma forma que Heino (2008), tendo observado que as macrófitas com maior

complexidade (maior DP) apresentavam também a maior diversidade funcional.

Uma vez que este estudo parece ser o primeiro onde se junta o índice de diversidade funcional FRAO com a complexidade estrutural (dimensão fractal) de macrófitas naturais em ecossistemas de rio, torna-se difícil comparar os resultados obtidos com os já existentes na literatura. De qualquer maneira, e à semelhança de Ilarri et al. (2018), não foram observadas diferenças significativas no FRAO das comunidades associadas à macrófita nativa e invasora, que têm complexidades estruturais distintas. Ainda assim, a planta invasora apresentou um FRAO maior que a planta nativa em ambos os períodos e locais. Isto contradiz os resultados de Wolters et al. (2018), uma vez que estes autores observaram uma maior diversidade funcional nas macrófitas com maior DP e a planta invasora (*E. densa*), no presente estudo, foi a espécie que apresentou os valores de DP mais baixos. Contudo, o facto de o cálculo de diversidade funcional ter sido realizado por índices diferentes pode explicar esta contradição nos resultados. Além disto, o facto dos valores de FRAO serem superiores na macrófita invasora pode ser explicado de outra forma. Na verdade, o cálculo de FRAO tem em conta a abundância das espécies podendo dar mais importância aos *traits* de espécies dominantes, diminuindo a dissimilaridade de *traits* e consequentemente o FRAO (Van der Linden et al., 2016). De facto, o índice de equitabilidade de Pielou foi significativamente inferior na planta nativa em comparação com a planta invasora, indicando que a distribuição da abundância pelas espécies de macroinvertebrados nas comunidades da planta nativa foi mais desequilibrada. Logo, a planta nativa poderá estar a ser colonizada por espécies mais dominantes que fazem com que o índice de FRAO seja inferior ao da planta invasora.

Em relação aos resultados da CWM para o *trait* tamanho, observaram-se claramente diferenças na presença de macroinvertebrados de diferentes tamanhos pelas macrófitas de distintas complexidades estruturais. Os organismos entre 5 e 10 mm ocorreram em maior proporção na macrófita nativa (maior DP) em ambos períodos do ano e locais, e os organismos maiores (10-20 mm; 20-40 mm; 40-80 mm) ocorreram em maior proporção na macrófita invasora (menor DP) em ambos os períodos e locais mesmo que as diferenças nem sempre tenham sido significativas. Esta maior abundância de organismos pequenos na macrófita mais complexa e de organismos maiores na macrófita mais simples pode ser explicada pela hipótese dos microhabitats mencionada anteriormente. De facto, vários estudos notaram uma maior abundância de organismos pequenos em macrófitas mais complexas (McAbendroth et al., 2005; Ferreira et al., 2011). Estes estudos observaram uma maior proporção de organismos pequenos nas macrófitas que apresentaram os maiores valores de DP. Uma maior dimensão fractal de perímetro indica uma maior convolução da estrutura da macrófita dividindo o espaço entre a vegetação em espaços muito pequenos dificultando a sua utilização por parte dos organismos de maiores dimensões (McAbendroth et al., 2005). Neste sentido, parece que a macrófita invasora está a representar um papel positivo no sistema fornecendo

estruturas colonizáveis para os macroinvertebrados de maiores dimensões que terão mais dificuldade em colonizar a macrófita nativa.

A distribuição dos organismos com diferentes ciclos de vida também variou na comparação entre as 2 macrófitas em estudo. A macrófita nativa apresentou uma maior proporção de macroinvertebrados com ciclo de vida curto (≤ 1 ano) enquanto a macrófita invasora e o controlo apresentaram maior proporção de organismos com ciclo de vida > 1 ano. O facto de as comunidades de macroinvertebrados associadas à macrófita nativa apresentarem uma maior proporção de organismos pequenos e de ciclo de vida curto, poderá indicar algum distúrbio ambiental pois tamanhos corporais pequenos e curtos ciclos de vida são *traits* típicos de espécies com estratégia de vida do tipo r que são características de habitats perturbados (Veríssimo et al., 2012).

As análises granulométricas do sedimento associado às 2 espécies de macrófitas demonstraram que *E. densa* tem uma maior capacidade de diminuir a velocidade da corrente, aumentando a quantidade de sedimento fino e matéria orgânica. A análise do CWM para o *trait* fluxo de água demonstrou claramente que a macrófita invasora *E. densa* funciona como refúgio contra a elevada velocidade da corrente, uma vez que os macroinvertebrados que preferem habitats de fluxo nulo e lento ocorreram em maior proporção nesta planta em comparação com os outros tratamentos. Por outro lado, os macroinvertebrados que preferem habitats de fluxo moderado ou rápido ocorreram mais na macrófita nativa ou no controlo.

Em relação ao *trait* microhabitats a granulometria do sedimento parece também estar relacionado com a distribuição de algumas categorias. Os macroinvertebrados que preferem microhabitats de sedimentos grosseiros e cascalho ocorreram em maior proporção no controlo e na planta nativa onde este tipo de sedimento se encontrava em maior quantidade. Por outro lado, os macroinvertebrados que preferem microhabitats de sedimento fino (principalmente vasa) ocorreram em maior proporção na planta invasora que apresentou o sedimento mais fino. Tendo em conta os macroinvertebrados que preferem microhabitats ricos em detritos orgânicos, observou-se uma maior proporção destes organismos na planta nativa e na planta invasora em comparação com o controlo. Isto é expectável uma vez que as macrófitas conseguem reter detritos apresentando geralmente uma maior quantidade de matéria orgânica do que zonas sem vegetação (Warfe e Barmuta, 2006).

Por fim, o *trait* tipo de alimentação também ajudou a esclarecer algumas das diferenças encontradas nas comunidades de macroinvertebrados. Segundo Sivadas et al. (2013), a proporção de *deposit feeders* e filtradores aumenta com o aumento da matéria orgânica no sedimento. Na comparação entre as 2 macrófitas estudadas, a planta nativa apresentou a maior proporção de *deposit feeders* e filtradores no verão, enquanto que a planta invasora apresentou a maior proporção destes organismos no inverno. A análise da matéria orgânica no sedimento demonstrou a mesma tendência, com o sedimento nas

manchas de planta nativa a apresentar mais matéria orgânica que os outros tratamentos no verão, e com o sedimento nas manchas de planta invasora no inverno a apresentar mais matéria orgânica que os outros tratamentos. Além disso os *deposit feeders* e os trituradores estiveram presentes preferencialmente no inverno. Isto pode estar relacionado com o aumento da entrada de matéria orgânica alóctone (e.g. folhas) no rio neste período (Bisson e Bilby, 1998). Vários estudos demonstraram que macrófitas mais complexas (maior DP) suportam uma maior biomassa de *periphyton* (e.g. Xie et al., 2006; Ferreira et al., 2013) suportando uma maior proporção de organismos raspadores. A macrófita nativa suportou uma maior proporção de macroinvertebrados raspadores que os outros tratamentos em ambos os períodos do ano e locais. Uma vez que esta macrófita também apresentou o maior valor de DP é realmente possível que esta espécie suporte mais biomassa de *periphyton* dando origem à maior proporção de raspadores observada. A distribuição de predadores associados aos diferentes tratamentos ao longo dos períodos do ano e locais apresentou uma tendência idêntica à distribuição dos organismos com tamanho entre 40 e 80 mm, com a maior proporção de ambos os grupos a ser observada no tratamento de planta invasora, principalmente no verão. Este resultado vai de encontro ao esperado já que os predadores observados foram majoritariamente organismos da ordem Odonata, e a categoria de tamanho 40-80 mm foi unicamente representada por organismos desta ordem. Sendo assim, é possível que o elevado valor de DP da macrófita nativa que dificulta a colonização de macroinvertebrados de maiores dimensões esteja indiretamente a dificultar a colonização de predadores, uma vez que todos os organismos com 40 a 80 mm encontrados neste estudo eram predadores. Neste sentido, a planta invasora está a favorecer a colonização de macroinvertebrados de maiores dimensões que são, essencialmente, predadores. Este resultado contradiz o estudo de Dibble e Thomaz (2009) que observaram uma correlação positiva entre a densidade de predadores (Odonata) e DP de macrófitas; ou seja, observaram uma maior densidade de predadores em plantas com maior DP, e a planta invasora neste estudo apresentou o menor DP. No entanto, Ieromina et al. (2016) observou uma correlação negativa entre a concentração de fósforo na água e a biomassa de predadores. Observou também que os predadores estavam majoritariamente associados a zonas de águas límpidas. Feijó et al. (2002) demonstrou que a macrófita invasora *E. densa* absorve fósforo preferencialmente da água em vez do sedimento. Isto limita os nutrientes acessíveis para o fitoplâncton controlando a biomassa deste, e possibilitando águas mais límpidas (Yarrow et al., 2009). Este resultado, em conjunto com o estudo de Ieromina et al. (2016), poderá significar que a macrófita invasora tem uma maior capacidade de absorver fósforo da coluna de água, possibilitando águas mais límpidas e consequentemente favorece a presença de predadores. Por fim, a distribuição de macroinvertebrados parasitas pelos diferentes tratamentos ao longo dos períodos do ano e locais pode ser explicada pela abundância de organismos da família Chironomidae. A distribuição de organismos parasitas e de organismos da família Chironomidae apresentou a mesma

tendência com ambos os grupos a ocorrerem mais no inverno e associados aos tratamentos de planta invasora e controlo. Isto aconteceu porque a categoria parasita do *trait* tipo de alimentação foi unicamente representada por organismos Chironomidae.

5. Conclusão e futuras direções

De forma geral, a macrófita invasora *E. densa* parece ter uma influência positiva nas comunidades de macroinvertebrados do Rio Neiva. Esta espécie aumenta a heterogeneidade do ecossistema possibilitando uma maior abundância e diversidade de macroinvertebrados do que seria possível na ausência de macrófitas. Apesar de *E. densa* apresentar uma complexidade estrutural inferior à macrófita nativa *M. verticillatum*, esta macrófita invasora parece apresentar comunidades com maior equitabilidade, mais estáveis e com maior diversidade funcional. Para além disso, o facto de apresentar uma dimensão fractal de perímetro inferior à planta nativa parece favorecer a colonização de macroinvertebrados de maiores dimensões, incluindo predadores. Parece também funcionar como refúgio contra a velocidade da corrente aumentando a sedimentação e deposição de matéria orgânica e albergando macroinvertebrados que preferem zonas mais lânticas. Em contraste, a macrófita nativa apresenta comunidades com uma menor equitabilidade, menor diversidade funcional, e é dominada por espécies de macroinvertebrados raspadores de pequenas dimensões, com curto ciclo de vida e que preferem habitats mais lóticos e com sedimento grosseiro.

De qualquer maneira, os resultados da influência da macrófita *E. densa* devem ser interpretados com alguma cautela. Esta é uma espécie invasora com elevada capacidade de dispersão que já ocupa troços extensos do rio, praticamente eliminando outras macrófitas. Na verdade, e uma vez que se pretendia diminuir o viés provocado por possíveis diferenças na amostragem, foram unicamente amostradas manchas relativamente pequenas de *E. densa* no Rio Neiva de forma a comparar com as manchas existentes de *M. verticillatum*. No entanto, e nas zonas mais lânticas, a verdade é que as manchas de *E. densa* já cobrem quase toda a largura do rio e estendem-se por dezenas de metros em comprimento. Assim sendo, é possível que no futuro próximo a quase completa dominância desta espécie invasora reduza a heterogeneidade global de habitat, podendo ter impactos nas comunidades. Além disto, a comprovada capacidade desta espécie em aumentar a sedimentação pode causar um incremento excessivo de sedimentos finos, diminuindo a profundidade e o nível da água no Rio Neiva. Ao desacelerar o fluxo da água poderá originar habitats lânticos com pouca circulação de oxigénio levando a condições de anóxia que podem ser prejudiciais para várias espécies, incluindo algumas espécies ameaçadas como é o caso do mexilhão de rio *Margaritifera margaritifera* presente no Rio Neiva (Sousa et al., 2015).

Tendo em conta os resultados obtidos, seria importante num futuro próximo, estudar a influência da macrófita *E. densa* na comunidade piscícola e no fitoplâncton. Além disto, seria útil estudar parâmetros químicos e físicos da água e do sedimento, como a concentração de nutrientes e compostos alelopáticos e a turbidez uma vez que estes poderiam ajudar a explicar alguns dos resultados obtidos. Seria também interessante estudar a influência da macrófita *E. densa* nas comunidades de anfíbios uma vez que

estes organismos utilizam macrófitas como locais de postura e, na verdade, no decorrer deste estudo foram acidentalmente amostrados alguns girinos no interior das manchas das macrófitas. De referir também que nos últimos anos foram realizadas no Rio Neiva várias ações de controlo e tentativas de erradicação de *E. densa* por parte de voluntários, e foi recentemente financiado o projeto “Prevenção, Controlo e Erradicação de Espécies Exóticas Invasoras: Ponte de Lima” com o intuito de erradicar esta macrófita no Rio Lima. Assim sendo, seria interessante avaliar a evolução das comunidades referidas anteriormente antes e depois deste tipo de medidas serem tomadas.

Em conclusão, este estudo é um dos primeiros a avaliar a influência da complexidade estrutural (dimensão fractal) de uma macrófita dulçaquícola invasora em comunidades de macroinvertebrados através de abordagens taxonómicas e funcionais. Esta abordagem parece ser promissora, uma vez que a componente funcional detetou padrões que não teriam sido perceptíveis apenas pela vertente taxonómica e foi ainda estabelecida uma clara influência da dimensão fractal das macrófitas tanto nos resultados taxonómicos como nos funcionais.

6. Referência bibliográficas

- Aylward, B., Bandyopadhyay, J., Belausteguigotia, J. C., Borkey, P., Cassar, A. Z., Meadors, L., ... & Tortajada, C. (2005). Freshwater ecosystem services. *Ecosystems and Human Well-being: Policy Responses*, 3, 213-256.
- Balian, E. V., Segers, H., Léveque, C., & Martens, K. (2008). The Freshwater Animal Diversity Assessment: an overview of the results. *Hydrobiologia*, 595, 627-637.
- Barko, J. W., & Smart, R. M. (1981). Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. *Ecological Monographs*, 51, 219-236.
- Bartodziej, W., & Weymouth, G. (1995). Waterbird abundance and activity on waterhyacinth and egeria in the St. Marks River, Florida. *Journal of Aquatic Plant Management*, 33, 19-22.
- Bazzaz, F. A. (1975) Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois. *Ecology*, 56, 485-488.
- Bij de Vaate, A., Jazdzewski, K., Ketelaars, H. A. M., Gollasch, S., & Van der Velde, G. (2002). Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59, 1159-1174.
- Bisson, P. A., & Bilby, R. E. (1998). Organic matter and trophic dynamics. *River Ecology and Management*, 1, 373-398.
- Blott, S. J., & Pye, K. (2001). GRADISTAT: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surface Processes and Landforms*, 26, 1237-1248.
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16, 533-540.
- Bremner, J. (2008). Species' traits and ecological functioning in marine conservation and management. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366, 37-47.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1079-1087.
- Caley, P., Groves, R. H., & Barker, R. (2008). Estimating the invasion success of introduced plants. *Diversity and Distributions*, 14, 196-203.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... & Kinzig, A. P. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59.
- Carrillo, Y., Guarín, A., & Guillot, G. (2006). Biomass distribution, growth and decay of *Egeria densa* in a tropical high-mountain reservoir (NEUSA, Colombia). *Aquatic Botany*, 85, 7-15.
- Chambers, P. A., Lacoul, P., Murphy, K. J., & Thomaz, S. M. (2008). Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 9-26.
- Chapin, F. S., Schulze, E.D. & Mooney, H. A. (1992) Biodiversity and ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 7, 107-108.
- Chaplin, G. I., & Valentine, J. F. (2009). Macroinvertebrate production in the submerged aquatic vegetation of the Mobile–Tensaw Delta: effects of an exotic species at the base of an estuarine food web. *Estuaries and Coasts*, 32, 319-332.

- Charvet, S., Kosmala, A., & Statzner, B. (1998). Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: perspectives for a general tool in stream management. *Archiv für Hydrobiologie*, 142, 415-432.
- Chevenet, F., Dolédec, S., & Chessel, D. (1994). A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, 31, 295-309.
- Cohen, A. N., & Carlton, J. T. (1998). Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science*, 279, 555-558.
- Cook, C. D., & Urmí-König, K. (1984). A revision of the genus *Egeria* (Hydrocharitaceae). *Aquatic Botany*, 19, 73-96.
- Corti, P., & Pablo Schlatter, R. (2002). Feeding ecology of the black-necked swan *Cygnus melancoryphus* in two wetlands of Southern Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 37, 9-14.
- Covich, A. P., Palmer, M. A., & Crowl, T. A. (1999). The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems: zoobenthic species influence energy flows and nutrient cycling. *BioScience*, 49, 119-127.
- Crooks, J. A. (2002). Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos*, 97, 153-166.
- Cummins, K. W. (1974). Structure and function of stream ecosystems. *BioScience*, 24, 631-641.
- Davis, M. A., Grime, J. P., & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88, 528-534.
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646-655.
- Dibble, E. D., & Thomaz, S. M. (2009). Use of fractal dimension to assess habitat complexity and its influence on dominant invertebrates inhabiting tropical and temperate macrophytes. *Journal of Freshwater Ecology*, 24, 93-102.
- Diehl, S. (1992). Fish predation and benthic community structure: the role of omnivory and habitat complexity. *Ecology*, 73, 1646-1661.
- Diehl, S., & Kornijów, R. (1998). Influence of submerged macrophytes on trophic interactions among fish and macroinvertebrates. In *The structuring role of submerged macrophytes in lakes* (pp. 24-46). Springer, New York, NY.
- Dolbeth, M., Cardoso, P., Grilo, T., Raffaelli, D., & Pardal, M. Â. (2013). Drivers of estuarine benthic species distribution patterns following a restoration of a seagrass bed: a functional trait analyses. *Marine Pollution Bulletin*, 72, 47-54.
- Dolédec, S., Statzner, B., & Bournard, M. (1999). Species traits for future biomonitoring across ecoregions: patterns along a human-impacted river. *Freshwater Biology*, 42, 737-758.
- Downing, J. A., Prairie, Y. T., Cole, J. J., Duarte, C. M., Tranvik, L. J., Striegl, R. G., ... & Melack, J. M. (2006). The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography*, 51, 2388-2397.
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z., Knowler, D. J., Lévêque, C., ... & Stiassny, M. L. J. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81, 163-182.

- Ehrenfeld, J. G. (2010). Ecosystem consequences of biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41, 59-80.
- Ehrlich, P. R., & Pringle, R. M. (2008). Where does biodiversity go from here? A grim business-as-usual forecast and a hopeful portfolio of partial solutions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 105, 11579-11586.
- FAO (FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS). (2008). Database on Introduction of Aquatic Species (DIAS). Rome, Italy. Retrieved from <http://www.fao.org/fishery/dias/1>
- Feder, J. (1988). *Fractals*. New York: Plenum Press.
- Feijoó, C., García, M. E., Momo, F., & Toja, J. (2002). Nutrient absorption by the submerged macrophyte *Egeria densa* planch.: effect of ammonium and phosphorus availability in the water column on growth and nutrient uptake. *Limnetica*, 21, 93-104.
- Ferreiro, N., Feijoó, C., Giorgi, A., & Leggieri, L. (2011). Effects of macrophyte heterogeneity and food availability on structural parameters of the macroinvertebrate community in a Pampean stream. *Hydrobiologia*, 664, 199-211.
- Ferreiro, N., Giorgi, A., & Feijoó, C. (2013). Effects of macrophyte architecture and leaf shape complexity on structural parameters of the epiphytic algal community in a Pampean stream. *Aquatic Ecology*, 47, 389-401.
- Ferreiro, N., Feijoó, C., Giorgi, A., & Rosso, J. (2014). Macroinvertebrates select complex macrophytes independently of their body size and fish predation risk in a Pampean stream. *Hydrobiologia*, 740, 191-205.
- Folk, R. L., & Ward, W. C. (1957). Brazos River bar [Texas]; a study in the significance of grain size parameters. *Journal of Sedimentary Research*, 27, 3-26.
- Fox, J., & Weisberg, S. (2011). *An R Companion to Applied Regression*. SAGE Publications.
- Gallardo, B., Clavero, M., Sánchez, M. I., & Vilà, M. (2016). Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biology*, 22, 151-163.
- Garnier, E., Cortez, J., Billes, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., & Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630-2637.
- Ghannoum, O. (2008). C4 photosynthesis and water stress. *Annals of Botany*, 103, 635-644.
- Gherardi, F., Bertolino, S., Bodon, M., Casellato, S., Cianfanelli, S., Ferraguti, M., ... & Riccardi, N. (2008). Animal xenodiversity in Italian inland waters: distribution, modes of arrival, and pathways. *Biological Invasions*, 10, 435-454.
- Global Invasive Species Database (2018) Species profile: *Egeria densa*. Downloaded from <http://www.iucngisd.org/gisd/speciesname/Egeria+densa> on 19-06-2018.
- Gregg, W. W., & Rose, F. L. (1982). The effects of aquatic macrophytes on the stream microenvironment. *Aquatic Botany*, 14, 309-324.
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902-910.
- Gutiérrez J.L., Jones C.G. & Sousa R. (2014). Toward an integrated ecosystem perspective of invasive species impacts. *Acta Oecologica*, 54, 131-138.

- Halley, J. M., Hartley, S., Kallimanis, A. S., Kunin, W. E., Lennon, J. J., & Sgardelis, S. P. (2004). Uses and abuses of fractal methodology in ecology. *Ecology Letters*, 7, 254-271.
- Hanjra, M. A., & Qureshi, M. E. (2010). Global water crisis and future food security in an era of climate change. *Food Policy*, 35, 365-377.
- Hansen, J. P., Wikström, S. A., Axemar, H., & Kautsky, L. (2011). Distribution differences and active habitat choices of invertebrates between macrophytes of different morphological complexity. *Aquatic Ecology*, 45, 11-22.
- Haramoto, T., & Ikusima, I. (1988). Life cycle of *Egeria densa* Planch., an aquatic plant naturalized in Japan. *Aquatic Botany*, 30, 389-403.
- Hastings, H. M., & Sugihara, G. (1993). *Fractals. A user's guide for the natural sciences*. New York, Oxford University Press.
- Heino, J. (2008). Patterns of functional biodiversity and function-environment relationships in lake littoral macroinvertebrates. *Limnology and Oceanography*, 53, 1446-1455.
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., ... & Schmid, B. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3-35.
- Huang, C., & Sih, A. (1990). Experimental studies on behaviorally mediated, indirect interactions through a shared predator. *Ecology*, 71, 1515-1522.
- Hulme, P. E., Pyšek, P., Nentwig, W., & Vilà, M. (2009). Will threat of biological invasions unite the European Union. *Science*, 324, 40-41.
- Ieromina, O., Musters, C. J. M., Bodegom, P. M., Peijnenburg, W. J. G. M., & Vijver, M. G. (2016). Trait modality distribution of aquatic macrofauna communities as explained by pesticides and water chemistry. *Ecotoxicology*, 25, 1170-1180.
- Illari, M. I., Amorim, L., Souza, A. T., & Sousa, R. (2018). Physical legacy of freshwater bivalves: effects of habitat complexity on the taxonomical and functional diversity of invertebrates. *Science of the Total Environment*, 634, 1398-1405.
- Jeffries, M. (1993). Invertebrate colonization of artificial pondweeds of differing fractal dimension. *Oikos*, 67, 142-148.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69, 373-386.
- Kolar, C. S., & Lodge, D. M. (2002). Ecological predictions and risk assessment for alien fishes in North America. *Science*, 298, 1233-1236.
- Lenth, R.V. (2016). Least-squares means: the R package lsmeans. *Journal of Statistical Software*, 69, 1-33.
- Leps, J., De Bello, F., Lavorel, S., & Berman, S. (2006). Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia*, 78, 481-501.
- Leung, J. Y. (2015). Habitat heterogeneity affects ecological functions of macrobenthic communities in a mangrove: Implication for the impact of restoration and afforestation. *Global Ecology and Conservation*, 4, 423-433.
- Lockwood, J. L., Hoopes, M. F., & Marchetti, M. P. (2013). *Invasion Ecology*. John Wiley & Sons.

- Lonsdale, W. M. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80, 1522-1536.
- Loreau, M., Downing, A., Emmerson, M., Gonzalez, A., Hughes, J., Inchausti, P., ... & Sala, O. (2002). A new look at the relationship between diversity and stability. In M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti (Eds.), *Biodiversity and ecosystem functioning: Synthesis and perspectives* (pp. 79-91). Oxford University Press.
- MacArthur, R. H., & MacArthur, J. W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42, 594-598.
- Mace, G. M., Cramer, W., Diaz, S., Faith, D. P., Larigauderie, A., Le Prestre, P., ... & Walpole, M. (2010). Biodiversity targets after 2010. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2, 3-8.
- Magurran, A. E. (2013). Measuring biological diversity. *John Wiley & Sons*.
- Malmqvist, B., & Rundle, S. (2002). Threats to the running water ecosystems of the world. *Environmental Conservation*, 29, 134-153.
- Mandelbrot, B.B., (1983). *The Fractal Geometry of Nature*. Freeman.
- Mason, N. W., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112-118.
- McAbendroth, L., Ramsay, P. M., Foggo, A., Rundle, S. D., & Bilton, D. T. (2005). Does macrophyte fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions? *Oikos*, 111, 279-290.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178-185.
- Menezes, S., Baird, D. J., & Soares, A. M. (2010). Beyond taxonomy: a review of macroinvertebrate trait-based community descriptors as tools for freshwater biomonitoring. *Journal of Applied Ecology*, 47, 711-719.
- Minchin, D. (2007). A checklist of alien and cryptogenic aquatic species in Ireland. *Aquatic Invasions*, 2, 341-366.
- Molnar, J. L., Gamboa, R. L., Revenga, C., & Spalding, M. D. (2008). Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6, 485-492.
- Moretti, M., Dias, A. T., De Bello, F., Altermatt, F., Chown, S. L., Azcárate, F. M., ... & Ibanez, S. (2017). Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology*, 31, 558-567.
- Morin, J., Leclerc, M., Secretan, Y., & Boudreau, P. (2000). Integrated two-dimensional macrophytes-hydrodynamic modeling. *Journal of Hydraulic Research*, 38, 163-172.
- Morse, D. R., Lawton, J. H., Dodson, M. M., & Williamson, M. H. (1985). Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature*, 314, 731.
- Muirhead, J. R., & MacIsaac, H. J. (2005). Development of inland lakes as hubs in an invasion network. *Journal of Applied Ecology*, 42, 80-90.
- Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H. & Woodfin, R.M. (1994). Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368, 734-737.
- Olden, J. D. (2006). Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, 33, 2027-2039.

- Oliveira, V. (2008). O ambiente fluvial: perspectiva geomorfológica e sedimentológica: exemplos na bacia do rio Neiva. *Tese Doutorado, Universidade do Minho*.
- Oliveira, V., & Alves, M. (2011). Morfologia e dinâmica fluvial do rio Neiva (NW de Portugal). *Estudos do Quaternário/Quaternary Studies*, 7, 41-59.
- Ormerod, S. J., Dobson, M., Hildrew, A. G., & Townsend, C. R. (2010). Multiple stressors in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, 55, 1–4.
- Panov, V. E., Alexandrov, B., Arbačiauskas, K., Binimelis, R., Copp, G. H., Grabowski, M., Lucy, F., & Semenchenko, V. (2009). Assessing the risks of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators. *Integrated Environmental Assessment and Management*, 5, 110-126.
- Pavoine, S., & Dolédec, S. (2005). The apportionment of quadratic entropy: a useful alternative for partitioning diversity in ecological data. *Environmental and Ecological Statistics*, 12, 125-138.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741-758.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R., & Morrison, D. (2000). Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 50, 53-66.
- Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., ... & Paine, R. T. (1996). Challenges in the quest for keystones: identifying keystone species is difficult-but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems. *BioScience*, 46, 609-620.
- R Development Core Team R: a language and environment for statistical computing. (2014). The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Rader, R. B. (1997). A functional classification of the drift: traits that influence invertebrate availability to salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54, 1211-1234.
- Rasband, W. (1997–2008). ImageJ. U.S. National Institutes of Health. <http://rsb.info.nih.gov/ij/>
- Raven, J. A. (1970). Exogenous inorganic carbon sources in plant photosynthesis. *Biological Reviews*, 45, 167-220.
- Raymond, P. A., Hartmann, J., Lauerwald, R., Sobek, S., McDonald, C., Hoover, M., ... & Humborg, C. (2013). Global carbon dioxide emissions from inland waters. *Nature*, 503, 355-359.
- Reiss, J., Bridle, J. R., Montoya, J. M., & Woodward, G. (2009). Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 505-514.
- Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2006). Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, 30, 409-431.
- Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2008). Fifty years of invasion ecology – the legacy of Charles Elton. *Diversity and Distributions*, 14, 161-168.
- Ricotta, C. (2005). A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology*, 6, 479-486.
- Ricotta, C., & Moretti, M. (2011). CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia*, 167, 181-188.

- Rockström, J., Steffen, W. L., Noone, K., Persson, Å., Chapin III, F. S., Lambin, E., ... & Schellnhuber, H. J. (2009). Planetary boundaries: exploring the safe operating space for humanity. *Ecological Society*, 14, 32.
- Schmera, D., Heino, J., Podani, J., Erős, T., & Dolédec, S. (2017). Functional diversity: a review of methodology and current knowledge in freshwater macroinvertebrate research. *Hydrobiologia*, 787, 27-44.
- Schultz, R., & Dibble, E. (2012). Effects of invasive macrophytes on freshwater fish and macroinvertebrate communities: the role of invasive plant traits. *Hydrobiologia*, 684, 1-14.
- Simberloff, D. (2011). How common are invasion-induced ecosystem impacts? *Biological Invasions*, 13, 1255-1268.
- Sivadas, S. K., Ingole, B. S., & Fernandes, C. E. G. (2013). Environmental gradient favours functionally diverse macrobenthic community in a placer rich tropical bay. *The Scientific World Journal*, 2013, 1-12.
- Sousa, R., Dias, S., & Antunes, C. (2006). Spatial subtidal macrobenthic distribution in relation to abiotic conditions in the Lima estuary, NW of Portugal. *Hydrobiologia*, 559, 135-148.
- Sousa, R., Dias, S., & Antunes, C. (2007). Subtidal macrobenthic structure in the lower Lima estuary, NW of Iberian Peninsula. *Annales Zoologici Fennici*, 44, 303-313.
- Sousa, R., Gutiérrez, J. L., & Aldridge, D. C. (2009). Non-indigenous invasive bivalves as ecosystem engineers. *Biological Invasions*, 11, 2367-2385.
- Sousa, R., Amorim, A., Froufe, E., Varandas, S., Teixeira, A., & Lopes-Lima, M. (2015). Conservation status of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* in Portugal. *Limnologia*, 50, 4-10.
- Southwood, T. R. (1977). Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, 46, 337-365.
- Srivastava, D.S., & Vellend, M. (2005). Biodiversity-ecosystem function research: is it relevant to conservation? *Annual Review Ecology Evolution and Systematics*, 36, 267-294.
- Statzner, B., Hoppenhaus, K., Arens, M. F., & Richoux, P. (1997). Reproductive traits, habitat use and templet theory: a synthesis of world-wide data on aquatic insects. *Freshwater Biology*, 38, 109-135.
- Statzner, B., Bis, B., Dolédec, S., & Usseglio-Polatera, P. (2001). Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition of invertebrate communities in European running waters. *Basic and Applied Ecology*, 2, 73-85.
- Statzner, B., & Bêche, L. A. (2010). Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems? *Freshwater Biology*, 55, 80-119.
- Statzner, B. (2012). Geomorphological implications of engineering bed sediments by lotic animals. *Geomorphology*, 157, 49-65.
- Sterner, R. W., & Elser, J. J. (2002). Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. *Princeton University Press*.
- Stewart, T. W., Shumaker, T. L., & Radzio, T. A. (2003). Linear and nonlinear effects of habitat structure on composition and abundance in the macroinvertebrate community of a large river. *The American Midland Naturalist*, 149, 293-306.

- Strayer, D. L., Lutz, C., Malcom, H. M., Munger, K., & Shaw, W. H. (2003). Invertebrate communities associated with a native (*Vallisneria americana*) and an alien (*Trapa natans*) macrophyte in a large river. *Freshwater Biology*, 48, 1938-1949.
- Strayer, D. L. (2010). Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology*, 55, 152-174.
- Strayer, D. L., & Dudgeon, D. (2010). Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, 29, 344–358.
- Strayer, D. L. (2012). Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 15, 1199-1210.
- Sugihara, G., & May, R. M. (1990). Applications of fractals in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 5, 79-86.
- Tachet, H., Richoux, P., Bournard, M., & Usseglio-Polatera, P. (2010). Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie. CNRS éditions.
- Thomaz, S. M., Dibble, E. D., Evangelista, L. R., Higuti, J., & Bini, L. M. (2008). Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology*, 53, 358-367.
- Thomsen, M. S., Byers, J. E., Schiel, D. R., Bruno, J. F., Olden, J. D., Wernberg, T., & Silliman, B. R. (2014). Impacts of marine invaders on biodiversity depend on trophic position and functional similarity. *Marine Ecology Progress Series*, 495, 39-47.
- Tilman, D., & Downing, J. A. (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367, 363.
- Tilman, D., Wedin, D., & Knops, J. (1996). Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379, 718.
- Townsend, C. R., & Hildrew, A. G. (1994). Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, 31, 265-275.
- Townsend, C. R., Scarsbrook, M. R., & Dolédec, S. (1997). Quantifying disturbance in streams: alternative measures of disturbance in relation to macroinvertebrate species traits and species richness. *Journal of the North American Benthological Society*, 16, 531-544.
- Usseglio-Polatera, P., Bournaud, M., Richoux, P., & Tachet, H. (2000). Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits. *Freshwater Biology*, 43, 175-205.
- Van der Linden, P., Marchini, A., Dolbeth, M., Patricio, J., Verissimo, H., & Marques, J. C. (2016). The performance of trait-based indices in an estuarine environment. *Ecological Indicators*, 61, 378-389.
- Vandewalle, M., De Bello, F., Berg, M. P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., ... & Da Silva, P. M. (2010). Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2921-2947.
- Venables, W.N., & Ripley, B.D., (2002). Modern Applied Statistics. *Springer*.
- Verberk, W. C., Van Noordwijk, C. G. E., & Hildrew, A. G. (2013). Delivering on a promise: integrating species traits to transform descriptive community ecology into a predictive science. *Freshwater Science*, 32, 531-547.

- Verdonschot, R. C., Didderen, K., & Verdonschot, P. F. (2012). Importance of habitat structure as a determinant of the taxonomic and functional composition of lentic macroinvertebrate assemblages. *Limnologica*, 42, 31-42.
- Veríssimo, H., Bremner, J., Garcia, C., Patrício, J., van der Linden, P., & Marques, J. C. (2012). Assessment of the subtidal macrobenthic community functioning of a temperate estuary following environmental restoration. *Ecological Indicators*, 23, 312-322.
- Vilà, M., Basnou, C., Pyšek, P., Josefsson, M., Genovesi, P., Gollasch, S., ...& Roy, D. (2009). How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8, 135-144.
- Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290-2301.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892.
- Wallace, J. B., & Webster, J. R. (1996). The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology*, 41, 115-139.
- Warfe, D. M., & Barmuta, L. A. (2004). Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia*, 141, 171-178.
- Warfe, D. M., & Barmuta, L. A. (2006). Habitat structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte community. *Oecologia*, 150, 141-154.
- Warfe, D. M., Barmuta, L. A., & Wotherspoon, S. (2008). Quantifying habitat structure: surface convolution and living space for species in complex environments. *Oikos*, 117, 1764-1773.
- Wentworth, C. K. (1922). A scale of grade and class terms for clastic sediments. *The Journal of Geology*, 30, 377-392.
- Wolters, J. W., Verdonschot, R. C., Schoelynck, J., Verdonschot, P. F., & Meire, P. (2018). The role of macrophyte structural complexity and water flow velocity in determining the epiphytic macroinvertebrate community composition in a lowland stream. *Hydrobiologia*, 806, 157-173.
- Wong, M. C., & Dowd, M. (2015). Patterns in taxonomic and functional diversity of macrobenthic invertebrates across seagrass habitats: a case study in Atlantic Canada. *Estuaries and Coasts*, 38, 2323-2336.
- Woodward, G. (2009). Biodiversity, ecosystem functioning and food webs in fresh waters: assembling the jigsaw puzzle. *Freshwater Biology*, 54, 2171-2187.
- Xie, Z., Ma, K., Liu, R., Tao, T., Jing, C., & Shu, S. (2006). Effect of plant architecture on the structure of epiphytic macroinvertebrate communities in a Chinese lake. *Journal of Freshwater Ecology*, 21, 131-137.
- Yarrow, M., Marín, V. H., Finlayson, M., Tironi, A., Delgado, L. E., & Fischer, F. (2009). The ecology of *Egeria densa* Planchón (Liliopsida: Alismatales): a wetland ecosystem engineer? *Revista Chilena de Historia Natural*, 82, 299-313.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. *Springer*.

7. Anexos

Anexo 1. Abundância (ind. CPUE) média (\pm desvio padrão) de todos os taxa identificados associados aos diferentes tratamentos (controle, nativa e invasora) tendo em conta os diferentes períodos (verão e inverno) e locais (local 1 local 2). O Rank refere-se aos 10 taxa mais abundantes.

Grupo taxonómico	Verão						Inverno						Abundância média total	Rank
	Local 1			Local 2			Local 1			Local 2				
	Controlo	Nativa	Invasora	Controlo	Nativa	Invasora	Controlo	Nativa	Invasora	Controlo	Nativa	Invasora		
Arthropoda														
Malacostraca														
Amphipoda														
Gammarus	0	0	0	0	0.8±0.4	0	0	0	0.5±0.5	0	0.8±1.3	0	0.17±0.19	
Insecta														
Plecoptera														
Chloroperlidae	0	0	0	0	0	0	0	1.0±0.7	0	0	0	0	0.08±0.06	
Nemouridae	0	0	0	0	0	0	0.3±0.4	0	0	0	0	0	0.02±0.04	
Leuctridae	1.3±1.6	2.8±3.0	0.3±0.4	3.3±3.5	1.8±1.1	1.0±0.7	10.0±3.9	0.3±0.4	0	4.5±2.7	0.5±0.5	0.3±0.4	2.15±1.53	6
Diptera														
Tipulidae	0.8±1.3	1.5±2.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.19±0.32	
Chironomidae	4.5±5.3	11.0±10.3	2.3±2.9	1.3±1.6	2.0±1.9	1.8±2.1	14.5±2.3	5.5±3.6	31.3±14.3	10.8±9.4	6.3±3.6	15.5±9.1	8.88±5.53	3
Ceratopogonidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5±0.5	0.8±0.8	0.3±0.4	0	0.13±0.15	
Dolichopodidae	0	0	0	0	0.3±0.4	0	0	0	0	0	0	0	0.02±0.04	
Culicidae	0	0	0	0	0	0.3±0.4	0	0	0	0	0	0	0.02±0.04	
Empididae	0	0	0	0.3±0.4	0	0	2.3±2.8	0	1.0±1.2	0	0.5±0.5	1.0±1.2	0.42±0.51	
Atherix	1.5±1.7	4±5.2	1.8±1.9	10.3±9.4	2.3±1.8	4.0±3.1	1.0±1.2	0	0	0	2.5±3.3	0	2.27±2.30	5
Atrichops crassipes	0.3±0.4	0.5±0.5	0.3±0.4	0	0	0	0.3±0.4	0	8.8±5.7	0	12.0±12.0	0.5±0.9	1.88±1.70	8
Simuliidae	0.3±0.4	1.3±1.6	0.5±0.5	0	3.8±2.5	0	1.0±1.2	1.8±2.1	0.5±0.9	0	2.8±3.3	2.0±2.0	1.15±1.21	
Odonata														
Calopteryx	0	2.3±1.5	5.5±4.2	0.3±0.4	2.5±1.1	2.8±1.1	0	0.5±0.9	3.5±2.5	0	1.0±1.0	1.8±0.8	1.67±1.12	9
Sympecma	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3±0.4	0	0	0	0.02±0.04	
Coenagrion	0	0	0	0	0	0.5±0.5	0	0.5±0.5	1.3±0.8	0	0.5±0.5	1.5±1.1	0.35±0.29	
Platycnemis	0	0.3±0.4	0.8±0.8	0	0	0	0	0	1.5±0.9	0	0.5±0.5	0.5±0.5	0.29±0.26	
Anax	0	0	0	0	0.3±0.4	0.5±0.5	0	0	0	0	0	0	0.06±0.08	
Cordulogaster	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.8±0.4	0	0.06±0.04	
Onychogomphus	0.3±0.4	0.5±0.9	0	1.3±2.2	0.5±0.9	0	0	0	0	0	0.5±0.5	0	0.25±0.40	
Ophiogomphus	0	0.3±0.4	0.3±0.4	1.3±2.2	0.3±0.4	0	0.3±0.4	0	0.3±0.4	0.5±0.9	0.3±0.4	0.3±0.4	0.29±0.51	
Boyeria irene	0	0	0.3±0.4	0.3±0.4	0.5±0.5	1.8±1.1	0	0	0	0	0	0.3±0.4	0.25±0.24	
Tricoptera														
Limnephilidae	0	0	0	0	0	0	0.3±0.4	0	1.3±0.4	0	0.3±0.4	0.8±0.4	0.21±0.14	
Hydropsyche	0	0.5±0.9	0	0.3±0.4	1.0±1.2	0	0.3±0.4	0	0	0	0	0	0.17±0.25	
Calamoceras	0	0	0	0	0	1.0±1.2	0	0	0	0	0	0.3±0.4	0.10±0.14	
Polycentropus	0	2.3±3.3	0.5±0.9	0	0	4.3±6.3	0	0	0	0	0	0.3±0.4	0.60±0.91	
Neureclipsis	0.3±0.4	0.8±0.8	0.5±0.9	0	0	0.5±0.5	0	0.5±0.5	0	0	0	0	0.21±0.26	
Rhyacophila	0	0	0	0	0	0	0	0.3±0.4	0	0	0	0	0.02±0.04	
Pararhyacophila	0	0	0	0.3±0.4	1.3±1.1	0	0.3±0.4	0.8±0.4	0	0	1.8±1.8	2.3±0.8	0.54±0.42	

Hyporhyacophila	0	0	0	0	0	0	1.0±0.7	0	0	0	0	0	0.08±0.06	
<i>Psychomya pusilla</i>	0	0	0	0.5±0.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04±0.07	
Wormaldia	0	0	0	0	0.5±0.5	0	0.3±0.4	0	0	0	0.3±0.4	0	0.08±0.11	
Chimarra	0	0	0	0.8±1.3	0.3±0.4	0.3±0.4	0.3±0.4	0	0	0	0	0	0.13±0.22	
Hidrottilidae	0.8±0.8	4.5±5.6	2.5±4.3	0	1.8±2.5	7.3±12.0	0	0	0.8±1.3	0	0	0	1.46±2.21	10
Ephemeroptera														
Ephemerella	0	0	0	0	0	0	21.0±16.5	88.8±55.1	14.3±8.6	0.8±0.8	27.8±11.5	18.8±8.1	14.27±8.38	2
Heptageniidae	0	0	0	0	0.3±0.4	0	0.8±0.8	0	0	0	0	0	0.08±0.11	
Leptophlebiidae	0	0	0	0	1.0±1.2	0	0.3±0.4	0.3±0.4	0.8±0.8	0.3±0.4	0	0	0.21±0.28	
Baetidae	0.3±0.4	39.5±45.6	0.5±0.9	1.0±1.7	26.8±8.9	2.0±0.7	27.8±33.8	43.3±14.8	5.3±5.4	0.3±0.4	37.8±26.2	37.8±14.5	18.50±12.8	1
Caenis	0.8±1.3	0	0	0.3±0.4	0.3±0.4	0.8±0.8	2.5±1.7	1.8±2.1	12.5±4.9	4.3±5.6	1.3±1.1	0.5±0.9	2.06±1.60	7
Heteroptera														
Gerris	0.3±0.4	0.3±0.4	0.3±0.4	0	0	0.3±0.4	0	0	0	0	0	0	0.08±0.14	
Microvelia	0	0	0	0	0	0	0.3±0.4	0	0	0	0	0	0.02±0.04	
<i>Aphelocheirus aestivalis</i>	0.3±0.4	0.5±0.9	0.3±0.4	0.3±0.4	0.8±1.3	0.3±0.4	0	0	0	0	0	0	0.19±0.32	
Naucoridae	0	0	0	0	0	0.3±0.4	0	0	0	0	0	0	0.02±0.04	
Corixidae	0	0	0.3±0.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02±0.04	
Coleoptera														
Oulimnius	1.8±1.8	0.3±0.4	0	0	1.3±1.3	0.8±0.4	2.8±1.5	0	1.5±1.5	4.3±5.7	1.8±0.8	0	1.19±1.12	
Esolus	0.5±0.9	0.8±0.8	0	0	0.5±0.9	0	3.0±1.2	0	0.3±0.4	1.5±1.1	1.8±2.1	0	0.69±0.62	
Macronychus	0	0	0	0.5±0.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04±0.07	
Limnius	0	0	0.3±0.4	0.3±0.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04±0.07	
Orectochilus	0	0	0	0	0	0	0.3±0.4	0	0	0	0	0	0.02±0.04	
Dryops	0.3±0.4	0	0	0	0.3±0.4	0	0	0	1.3±1.3	0	1.3±1.6	0	0.25±0.32	
Hydrophilidae	0.3±0.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02±0.04	
Mollusca														
Bivalvia														
Pisidium	0	0	0	0	0	0	0	0	0.8±0.4	0	0	0	0.06±0.04	
Gastropoda														
<i>Physa acuta</i>	0	17.0±26.0	4.0±5.8	1.3±2.2	4.5±1.5	21.0±19.9	0	0	2.0±1.2	0	1.8±2.1	0	4.29±4.89	4
<i>Potamopyrgus antipodarum</i>	0	0.3±0.4	0	0.3±0.4	1.5±2.6	0.3±0.4	0.3±0.4	0	0.5±0.5	0	0.5±0.9	0	0.29±0.47	
Radix	0	0	0	0	0.5±0.9	0	0	0	0	0	0	0	0.04±0.07	
Planorbis	0	0.3±0.4	0	0	0	0	0	0.3±0.4	7.5±6.7	0	0	0	0.67±0.63	
Anellida														
Clitellata														
Hirudinea														
Erpobdella	0	0.3±0.4	0.3±0.4	0	0	1.0±1.0	0	0.3±0.4	0	0	0.3±0.4	0	0.17±0.23	
Oligochaeta														
Haplotaxidae	0	0.3±0.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02±0.04	